ADANSONIA

Tome VI
fasc. 2
1966

Source : MNHN, Paris

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ADANSONIA

TRAVAUX PUBLIÉS
AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
SOUS LA DIRECTION DE

H. HUMBERT
Membre de l'Institut
Professeur honoraire

A. AUBRÉVILLE
Professeur

Nouvelle Série

TOME VI

FASCICULE 2

1966

PARIS
LABORATOIRE DE PHANÉROGAMIE
DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
16, rue de Buffon, Paris (5e)

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

LEANDRI J. — Un naturaliste du Muséum à la recherche des Quinquinas : Hugh Algernon WEDDELL (1819-1877) 165
AUBRÉVILLE A. — Les lisières forêt - savane des régions tropicales .. 175
— Un nouveau système de classification des Sapotacées de BAEHNI 189
HOLDRIDGE L. R. — The Life Zone System 199
LETOUZEY R. — Étude phytogéographique du Cameroun 205
CROIZAT L. — L'âge des Angiospermes en général et de quelques Angiospermes en particulier (suite) 217
LETOUZEY R. — *Vepris heterophylla* R. Let., stat. nov. pour le « Kinkéliba de Boulouli » (Rutacée Toddaliée d'Afrique occidentale et du Cameroun) 243
BOSSER J. — Note sur les Graminées de Madagascar. IV 247
CUSSET G. — Essai d'une taxinomie foliaire dans la tribu des *Bauhinieae* 251
RAYNAL A. — Une Scrophulariacée camerounaise peu connue : *Ilysanthes yaoundensis* S. Moore 281
LOROUGNON G. — Recherches sur quelques représentants tropicaux de groupes végétaux tempérés 289
RAYNAL J. — Notes cypérologique : IV — Trois *Cyperus* africains à style indivis 301

Rédacteur Principal
A. LE THOMAS
Assistante

La publication d'un article dans Adansonia *n'implique nullement que celle Revue approuve ou cautionne les opinions de l'auteur.*

Source : MNHN, Paris

UN NATURALISTE DU MUSÉUM A LA RECHERCHE DES QUINQUINAS HUGH ALGERNON WEDDELL 1819-1877

par J. LEANDRI

A notre siècle de merveilleuses réussites en thérapeutique chimique, un produit d'origine végétale est resté le meilleur fébrifuge, et proclame la dette de la science moderne envers les Indiens d'Amérique. En 1632, la guerre de Trente ans n'était pas terminée, mais la comtesse de Chinchon, femme du vice-roi du Pérou, apportait à l'Europe un bienfait comparable à la paix de Westphalie. Elle avait été guérie de fièvres rebelles par une écorce du pays gouverné par son mari, écorce dont les Jésuites devaient vulgariser l'emploi.

Mais l'origine réelle de ce produit merveilleux devait rester assez mystérieuse jusque vers 1737 où LA CONDAMINE et Joseph de JUSSIEU faisaient connaître les premiers Quinquinas de l'Équateur et du Pérou. En 1753, LINNÉ décrit le *Cinchona officinalis*. En 1789, l'année de la prise de la Bastille, RUIZ et PAVON explorent le Pérou et MUTIS la Colombie, récoltant de nombreux spécimens. En 1800, HUMBOLDT et BONPLAND parcourent les pays des quinquinas, et apportent à leur tour du nouveau sur leurs espèces et leur répartition.

Vingt ans après, en 1820, PELLETIER et CAVENTOU découvrent la quinine, dont la constitution et les propriétés devaient être précisées par les travaux de SKRAUP. C'est une tri-méthoxycinchonine, au pouvoir thérapeutique incroyablement multiplié par ses radicaux annexes.

Les peuplements primitifs de Quinquinas étaient déjà menacés de disparition par l'exploitation abusive qui en était faite. L'un des premiers à préconiser la culture de ces arbres comme seul moyen de fournir aux besoins de plus en plus importants de la médecine tout en sauvegardant les restes des porte-graines naturels, a été l'un des plus brillants botanistes du Muséum, Anglais d'origine, mais Français d'adoption, Hugh Algernon [1] WEDDELL. Au cours de deux voyages dans les Andes, il rapportait plusieurs espèces nouvelles, dont les graines, cultivées au Muséum, devaient

1. Il n'est pas rare en Angleterre de voir donner pour prénom à un enfant le nom d'un lieu rappelant un souvenir cher ou une préoccupation tenace (ainsi le prénom de Kipling est tiré du nom du lac Rudyard). Algernon était le nom d'une propriété que le père de H. A. WEDDELL désirait. Oscar WILDE a aussi donné ce prénom à un ersponnage de sa comédie *The importance of being earnest*.

Source : MNHN, Paris

être remises en vue de la culture en grand à Java, et en 1869 les premières écorces de quinquinas cultivés étaient vendues sur les marchés de l'Europe.

H. A. Weddell était né à Painswick (Gloucester) d'une famille d'origine saxonne qui a donné à l'Angleterre plusieurs hommes de valeur. Son père ayant décidé, pour des raisons personnelles, de quitter l'Angleterre, s'était fixé d'abord à Boulogne-sur-Mer, où Hugh, qui n'avait

que cinq ans, fut placé en pension, suivant l' « unsheltered system ». Plus tard, la famille vint s'installer à Paris où le futur botaniste suivit l'enseignem nt du collège, depuis lycée, Henri IV, faisant preuve d'une certaine indépendance, mais consacrant à l'étude des plantes et des insectes le temps qu'il dérobait ainsi aux matières classiques. Il passait néanmoins sans difficulté le baccalauréat en 1835 et le doctorat en médecine en 1841.

Il suivait déjà depuis longtemps les herborisations du Muséum conduites par Adrien de Jussieu et avait même fortement collaboré à la préparation de la célèbre *Flore des environs de Paris* de Cosson et Germain. Après avoir écrit avec ces deux auteurs l'*Introduction à la*

Source : MNHN, Paris

Flore descriptive, et le *Catalogue raisonné*, il avait rédigé seul le début de la Flore, mais après son départ pour l'Amérique, Cosson et Germain préférèrent reprendre entièrement la rédaction, et c'est sous leurs noms seulement que l'ouvrage fut édité en 1845, avec citation du nom de Weddell pour les questions qu'il avait le plus approfondies (*Salix*, *Chara*, etc...).

A cette époque, Weddell effectuait un grand voyage en Amérique du Sud où il devait passer cinq ans. Sur la recommandation d'Adrien de Jussieu, qui avait déjà favorisé ses études médicales en le faisant entrer comme stagiaire dans le service du célèbre Chomel, il avait été désigné pour accompagner, à la fois comme médecin et comme naturaliste, la mission géographique du comte F. de Castelnau au Brésil.

Le 30 avril 1843, le *Du Petit-Thouars* appareillait de Brest avec notre jeune naturaliste à bord. Six semaines plus tard, après une brève escale au Sénégal, il était à Rio, mais c'est là que les ennuis commençaient pour la mission, qui ne pouvait quitter la trop belle capitale du Brésil qu'en octobre. Weddell avait cependant fait l'ascension du Corcovado et commencé à préparer ses récoltes. Il écrivait le 15 septembre à Adrien de Jussieu :

« *Mon cher Maître,*

Je suis bien coupable de ne pas vous avoir écrit plus tôt et si déjà vous ne m'aviez pardonné, je ne saurais vraiment quel prétexte un peu plausible trouver pour excuser ma négligence — car combien de moments, moments de jouissance il est vrai, ai-je perdus depuis que mon pied a quitté le sol de la patrie. Serez-vous satisfait du premier produit de mes sueurs tropicales? Quelque petit qu'il soit, il a encore exigé quelques efforts; et, je regrette de le dire, le temps qu'il a dû dévorer m'a empêché d'en tirer toute l'instruction que j'en attendais. La lettre dont vous m'aviez fait la faveur de me charger pour M. Riedel[1] *a été remise à son adresse peu de jours après notre arrivée à Rio, ainsi que votre ouvrage sur les Malpighiacées destiné à la même personne; et je n'ai qu'à me louer de la manière flatteuse dont commission et commissionnaire ont été reçus.* M. Riedel *se propose de vous écrire pour vous remercier lui-même du beau cadeau que vous lui avez fait, et s'est offert immédiatement pour me guider dans mes opérations commençantes; malheureusement, son temps est tellement pris par les soins que réclame la direction de plusieurs établissements publics dont il est chargé qu'il n'a pu en définitif m'être du plus léger secours. Il n'en a pas été de même d'un autre botaniste d'ici, le docteur* Ildefonso Gomez, *dont vous avez sans doute plus d'une fois entendu parler, soit par* Guillemin, *soit par* M. Richard; *j'ai fait sa connaissance par l'entremise de* M. Toucy, *le Consul, et depuis ce moment il n'a cessé de me rendre les services les plus amicaux en m'accompagnant dans mes courses pour m'indiquer les plantes remarquables qu'il a eu l'occasion d'observer, ou en me donnant de précieux renseignements sur les localités où il ne pouvait, à cause des exigences de*

1. Botaniste attaché aux jardins privés de l'Empereur du Brésil, Pedro 1er.

Source : MNHN, Paris

sa clientèle, me conduire lui-même; et presque toujours m'y faisant suivre par quelques-uns de ses esclaves pour me prêter main-forte au besoin. J'ai pu grâce à ces secours et à quelques autres de nature moins importante, suivre dans mes herborisations un plan assez régulier, et je ne crois pas me tromper de beaucoup en avançant que j'ai visité à peu près tous les points importants de la flore de Rio, d'où je ne me suis cependant jamais écarté de plus de 5-6 lieues. Le nombre d'espèces que j'ai recueillies est d'environ 700, comprenant peut-être 5 à 6 mille échantillons, souvent, je dois l'avouer, en assez mauvais état de conservation, car grâce à l'humidité presque constante de ce climat, j'ai eu le désespoir de voir quelquefois se moisir les récoltes dont je prenais le plus de soin; aussi ai-je fini presque par me consoler d'être arrivé dans une saison aussi défavorable à la végétation que l'est, dit-on, celle-ci, en réfléchissant que je n'eusse jamais pu suffire à la manipulation de matériaux plus considérables. Comment vous peindre toutes les sensations que, comme botaniste j'ai éprouvées dans la contemplation des admirables groupements d'êtres végétaux qu'à chaque pas l'œil embrasse au milieu des forêts et des restingas de ces riches environs — je puis le dire, quelques-uns des plus délicieux moments de mon existence se sont passés dans ces solitudes. — Eh bien, lorsque venait un Dimanche, ma pensée souvent quittait ces grandes choses pour aller courir dans les gaies campagnes de Meudon ou de Montmorency, ou bien encore même dans ce poudreux Bois de Boulogne, où l'on rit si bien dans les premiers jours de mai. Mais ces beaux jours reviendront aussi, je l'espère.

. . . . . .

J'ai pris des renseignements sur la Flora Fluminensis *dans le but de savoir s'il avait jamais été publié de texte de cet ouvrage, et le vénérable Padre* Januario Barbosa, *directeur de la Bibliothèque de Rio, m'a remis pour le Muséum un paquet de feuillets constituant le premier tome de cette publication, arrêtée là à cause de la question de quelques pages d'impression dont il aurait fallu payer une seconde fois le tirage, ou la composition peut-être. Le manuscrit d'environ sept autres volumes existe, et se trouve, m'a dit le padre, entre les mains de* Riedel, *qui aurait des intentions à leur égard. Plusieurs centaines de mille francs ont été consumés dans cette œuvre. Je voudrais vous parler de quelques-unes de mes trouvailles, dont plusieurs sans doute sont nouvelles; mais mes idées sont si peu arrêtées sur leur compte que je ne puis. L'*Azolla *dont vous m'aviez recommandé la recherche est le* Lemna *de ces pays : j'en ai fait préparer quelques échantillons par de jeunes sauvagesses des montagnes; elles y ont déployé beaucoup de talent artistique. A-t-on connaissance en Europe de mon n° 460 qu'à une lieue on nommerait* Alliodendron : *il l'est de la tête au pied, et il est grand comme un peuplier de Virginie auquel il ressemble du reste beaucoup. Les graines qui sont sur les échantillons germeraient peut-être si on s'y prenait à temps. Je voudrais aussi qu'on pût faire lever celles d'une autre plante bien curieuse, décrite par* St-Hilaire *sous le nom d'*Anchietea salutaris[1]; *elle présente*

1. Le nom est encore valide. C'est le « mercure végétal » des pharmaciens, à racine antisyphilitique.

Source : MNHN, Paris

un fait bien curieux et non encore observé je crois ; fait qui est peut-être le cas le plus remarquable qui se soit vu en ce genre : celui de pseudogymnospermie : à peine la corolle est-elle flétrie, que les carpelles s'écartent largement, pour fournir ensuite par leurs placentas marginaux, au développement de leurs grandes graines ailées.

Mais la plante qui m'a peut-être fait la plus agréable impression est celle qui porte le n° 660. C'est un être bien bizarre, mais peut-être bien connu, malgré mes pressentiments. Il semble être une Fougère mais alors une fougère bien étonnante : une fougère aphylle pour ainsi dire. Adieu mon cher Maître, je voudrais, mais je n'ose vous demander quelques lignes pour me rafraîchir à Lima. Puis-je aussi espérer que vous voudrez bien me rappeler au souvenir de Messieurs les Professeurs du Muséum et de mes chers collaborateurs à qui j'ai du reste envoyé tout dernièrement de mes nouvelles. Votre dévoué élève, H. A. WEDDELL ».

La mission de CASTELNAU ne semble pas avoir bénéficié au Brésil de l'accueil fraternel qui avait, quelques années plus tôt, été réservé à Auguste de SAINT-HILAIRE [1] et qui fut plus tard accordé à GLAZIOU. Elle atteignit néanmoins ses objectifs, suivant à travers les provinces de Minas, de Goyaz et de Matto-Grosso, la ligne de partage des bassins de l'Amazone, du Tocantins et du Parama. WEDDELL récolte alors plus de 3000 spécimens, qui sont envoyés au Muséum. Malheureusement ceux de la Serra dos Orgaôs avaient été perdus par leur convoyeur. Ses travaux botaniques n'empêchaient pas WEDDELL d'être le boute-en-train de la mission et sa joyeuse humeur et ses chansons étaient aussi salutaires pour ses compagnons que la quinine, déjà employée, qui les protégeait des fièvres, en attendant que notre voyageur découvrît bientôt de nouvelles espèces productrices. Le jeune naturaliste est séduit par la beauté majestueuse de la forêt tropicale dont il décrit l'aspect et la vie dans le style imagé et un peu pompeux en faveur à l'époque. Il parcourt aussi les « restingas » parsemées de lagunes situées entre la mer et les premières montagnes, et s'étonne de trouver dans le Nouveau Monde pourtant déjà si riche par lui-même, tant de plantes provenant de l'Ancien. C'est WEDDELL qui a donné dans le Dictionnaire de Botanique de BAILLON la définition des mots Campos (terrains découverts), Capoes (bouquets de bois, en particulier d'Araucarias), Capoeiras (forêt secondaire) [2] par lesquels sont désignés les paysages des plateaux que la mission devait parcourir ensuite.

WEDDELL écrivait le 16 décembre 1843 d'Ouro Preto, dans la province des Mines à 500 km au NW de Rio, une lettre à Adrien de JUSSIEU, qui devait être découverte le 21 octobre 1844 dans une caisse envoyée par M. de CASTELNAU :

« *Je viens d'emballer la petite collection de plantes que j'ai faite depuis*

1. Le vicomte d'OSERY, second du comte de CASTELNAU, fut tué par ses guides qui voulaient le voler. Ils prenaient pour de l'or le cuivre de ses instruments géodésiques.

2. Les capoeiras ne doivent pas être confondus avec les cachoeiras (chutes d'eau).

Source : MNHN, Paris

notre départ de Rio sauf une partie de celles recueillies pendant notre séjour dans les monts Orgaõs que j'ai confiée par malheur à un muletier de Parahyba qui n'a pas reparu. Ce n'est pas une chose commode que de récolter et de sécher des herbes au train où nous allons et surtout avec les facilités que j'ai à ma disposition, c'est-à-dire obligé de faire tout moi-même et séparé le plus souvent par deux ou trois jours de marche des animaux qui portent les collections, réduit par conséquent bien des fois aux quelques feuilles de papier que contient mon carton de voyage. Mais il est vrai que nous avons été jusqu'ici dans des conditions exceptionnelles, sacrifiant bien des considérations au désir de traverser aussi vite que possible des régions aussi connues que le sont les deux provinces que nous venons de traverser. Aussi ne trouverez-vous probablement que fort peu de choses nouvelles dans mes paquets : j'ai rencontré un assez grand nombre de Malpighiacées, mais elles arriveront trop tard. Le n° 1175 (échantillon unique) pourrait être nouveau, c'est encore une de ces charmantes petites espèces des Campos de Barbacena. Vous rappelez-vous m'avoir recommandé l'étude du genre Lacis? *J'ai enfin fait connaissance avec ces végétaux curieux dans une petite rivière qui roule impétueusement sur des rochers au milieu des monts Orgaôs, la Piabainha; j'avais remarqué à la surface de quelques rocs rongés par l'action de l'eau, mais alors à sec, quelques capsules encore debout qui m'avaient paru ne pas être des productions cryptogamiques, et en poursuivant mes recherches, je réussis à découvrir la curieuse plante qui leur avait donné naissance et que* a priori *on pourrait très bien prendre pour un* Marchantia; *dans les points où le choc du torrent était le plus fort et là seul, cette plante donnait de très rares fleurs que je recueillis soigneusement et dont je fis un dessin. Conduit par quelques autres indices, j'explorai pendant deux jours consécutifs les hauts et les bas de ma rivière, et je trouvai trois autres espèces du même genre, ou du moins de genres très voisins tous différant extrêmement par le port et ne semblant fleurir que par caprice. J'en fis également l'analyse. Depuis lors, je n'ai plus revu de* Lacis, *mais je ne perds pas l'espoir d'en retrouver plus loin, heureux encore si les premiers arrivent à bon port, car ils ont fait partie de ce paquet qui a voyagé seul, et dont nous n'avons pu encore avoir de nouvelles.*

. . . . . .

Nous avons fait une bien intéressante rencontre ici, celle de Pedro Claussen; *nous sommes allés à son quartier général il y a trois jours, et avons vu les magnifiques collections qu'il se propose d'accompagner en Europe au printemps. Je ne parle pas de ses fossiles ni de ses bêtes, mais il n'est impossible de ne pas dire un mot de l'admirable collection de plantes vivantes dont il s'occupe depuis deux ans, et dont l'arrivée fera probablement sensation parmi les horticulteurs du vieux Continent.*

Imaginez une trentaine d'espèces de Vellozia *et autant de Mélastomées ajoutées aux plantes d'ornement, et vous n'aurez encore qu'une faible idée de l'importance de cette collection. Il m'a donné environ deux cents plantes sèches pour ajouter à ma récolte. Vous y trouverez peut-être quelque chose à glaner. Les difficultés de transport m'ont empêché de recueillir des échantillons pesants; vous ne verrez donc pas de bûches cette fois. Je vous dirai que je*

Source : MNHN, Paris

suis bien inquiet du sort des dernières. Avez-vous eu vent de certains régimes de Palmiers qui ont voyagé en compagnie de poissons et de crapauds de Rio à Paris? Je n'avais pas pu en faire mention dans mes lettres, ne me les ayant procurés que quelques jours avant notre départ et après avoir envoyé ces lettres. Ce sont les régimes de Elaeis guineensis *et de* Astrocaryum [aureum].

Nous quittons demain la capitale de Minas Geraes pour voyager en poste jusqu'à Sobaia où nous rejoindrons notre troupe et où commencera enfin le voyage régulier. Nous nous reposerons quelque temps à Poracatu et enfin à Goyaz où nous ferons probablement un séjour de trois mois, et d'où nous espérons faire le troisième envoi, plus intéressant je l'anticipe, que ne l'ont été les deux précédents.

Adieu mon cher Maître et veuillez en acceptant le témoignage de mon dévouement me rappeler au souvenir de MM. les Professeurs du Muséum.

H. A. Weddell ».

Après la traversée de la province de Goyaz, la mission faisait enfin connaissance avec les « Pantanales », étendues d'eau formées par les affluents du Paraguay vers le cours supérieur de ce fleuve, près de la frontière bolivienne.

En dehors de l'exploration des pantanales, la mission de Castelnau avait parcouru à partir de Goyaz la région des tribus insoumises, descendant l'Araguay, remontant le rio Tocantins et parcourant 3 000 kilomètres. Malheureusement, les plantes de cette région devaient être perdues au cours d'un naufrage dans les rapides du Tocantins, par l'officier brésilien qui s'était chargé de les amener à Belem. Weddell avait pu néanmoins étudier de près les Podostémonacées des rapides. Divers incidents avaient évité à Weddell l'ennui. Tenaillé par la faim, il rencontrait un jour une pirogue montée par un missionnaire de la région qui venait lui apporter des vivres. En essayant de les prendre, il se penchait trop et tombait à l'eau, ainsi que le missionnaire, qu'il réussissait à ramener sur la berge, mais sans les provisions.

De retour à Cuyaba après la navigation sur le Paraguay et ses affluents la mission n'y avait pas retrouvé ses bagages. Le chef de la police locale s'en était approprié une partie et avait vendu le reste. Un peu écœuré, Weddell prit alors le parti d'abandonner la mission et de se consacrer à l'exécution des instructions qu'il avait reçues du Muséum : la recherche des Quinquinas.

Le jour de la séparation arrivé, Weddell quitte ses compagnons [1] et entreprend cette fois un voyage solitaire, qui débute mal : fuite des mules, dégâts considérables aux bagages, insolation. Avec un magnifique courage, digne de ses ancêtres de la marine britannique, il persévère, se soignant lui-même, au long des étapes de quinze heures à travers les montagnes, jusqu'à Santa Cruz de la Sierra où il peut enfin prendre un peu de repos.

1. A Villa Maria, sur le Paraguay, le 24 mai 1845.

Source : MNHN, Paris

Weddell se rendait ensuite dans le pays des Indiens Chiriguanos, puis revenait à Sucre. C'est dans cet itinéraire qu'il découvrait son premier quinquina, le *Cinchona australis* Wedd. Au point de vue systématique comme au point de vue géographique, le genre était encore mal connu et on en était encore pour beaucoup, aux résultats de Humboldt et Bonpland. Les Quinquinas de Bolivie, les plus vendus, étaient les moins bien connus. Le gouvernement bolivien avait vendu le monopole à une Compagnie dont les représentants avaient intérêt à garder leurs secrets, et l'étude des arbres porteurs d'écorces était difficile.

Weddell était arrivé à La Paz, non loin du lac Titicaca et de la frontière péruvienne. La saison des pluies approchait, rendant les déplacements difficiles. Le voyageur entendait souvent parler du Carnaval d'Arequipa, ville péruvienne importante à mi-chemin entre le lac Titicaca et l'Océan Pacifique, au pied du mont Misti haut de 5840 mètres. Il pensait avoir droit à quelque distraction, après ses dangereuses aventures. Il devait trouver à Arequipa beaucoup plus : la compagne de sa vie. Mlle Juana Bolognesi avait donné son cœur pour toujours au beau voyageur d'Europe, et Hugh Algernon Weddell l'épousait le 28 mars 1847. Il avait vingt-huit ans.

Missionnaire fidèle, il avait le courage, le lendemain même, de s'arracher aux joies de l'amour pour repartir seul à la poursuite des quinquinas. C'est des hauteurs de Sorata, au nord du lac, que venaient beaucoup des écorces vendues sur les marchés du Pérou. Les relations nouées à Arequipa lui avaient procuré l'appui du gouvernement de Lima, et il obtenait plus facilement les renseignements nécessaires. Il apprenait ainsi que les écorces de Sorata venaient en réalité des vallées de Guanai, situées plus à l'Est. Il devait traverser la région aurifère du rio Tipuani, avant de découvrir enfin les Quinquinas, reconnaissables dans la forêt au miroitement de leurs feuilles veloutées et à leur douce odeur.

Mais la tension politique entre la Bolivie et le Pérou obligeait Weddell à de nouveaux détours. Il doit aller à La Paz demander un sauf-conduit, allongeant ainsi son itinéraire de sept cents kilomètres. Le Président Ballivian, attaqué la veille dans sa chambre par des révolutionnaires, avait dû sauter par la fenêtre en chemise, se blessant légèrement aux pieds. Weddell panse le président, et obtient son sauf-conduit. Il retourne aussitôt dans le pays des Quinquinas, non sans avoir un peu effrayé les Péruviens qui prenaient sa caravane pour une avant-garde bolivienne.

C'est à Tambopata, près du site de l'ancienne vallée de l'Or, Villa Real, qu'il peut s'assurer les services d'un incomparable prospecteur, Martinez, parcourant avec lui la province de Carabaya et faisant les plus importantes découvertes : quinze espèces distinctes de Quinquinas, en particulier le *Cinchona Calisaya*, sans parler des autres récoltes. Il avait traversé neuf fois la Cordillère à pied à travers les neiges éternelles.

De retour à Arequipa, il se voyait offrir une clientèle de médecin et une chaire d'histoire naturelle. Mais ses récoltes ne pouvaient être mises en œuvre qu'en Europe. Après quatre mois de traversée et le passage du Cap Horn, il rentrait en France avec sa femme le 29 mars 1848, à la

Source : MNHN, Paris

veille de la révolution. Il publiait presque immédiatement la "Revue du genre *Cinchona*", puis l' "Histoire naturelle des Quinquinas". Les graines qu'il avait rapportées germaient au Jardin des Plantes, et devaient servir à l'établissement des cultures de Quinquinas à Java et dans l'Inde.

C'est peu après (1er mars 1850) que DECAISNE ayant remplacé de MIRBEL comme Professeur de Culture, Adrien de JUSSIEU pouvait prendre WEDDELL comme aide-naturaliste (on dit aujourd'hui sous-directeur de laboratoire). C'est dans ce poste qu'il devait élaborer ses admirables travaux, la *Chloris Andina*, et la *Monographie de la famille des Urticées* entre autres.

Il avait fait entre temps un second voyage en Amérique du Sud.

Il n'y a plus lieu de parler aujourd'hui de son rôle dans le courant des idées en Botanique vers le milieu du siècle dernier ni de ses démêlés avec NYLANDER au sujet de la valeur des critères chimiques dans la classification des Lichens.

Mais dès 1853, la chaire d'Adrien de JUSSIEU était supprimée, et WEDDELL qui pouvait prétendre à juste titre à lui succéder, passait sous les ordres de BRONGNIART, Professeur de Botanique Générale. La systématique n'était plus « dans le vent ». BAILLON attribue aussi à des intrigues de DECAISNE l'effacement de WEDDELL, qui renonçait à ses fonctions au Muséum pour accompagner son vieux père en province. Ce dernier devait le conduire au tombeau : le 22 juillet 1877, H. A. WEDDELL mourait subitement dans le cabinet du Préfet de la Vienne, avec lequel il était en conférence au sujet de l'Exposition universelle projetée. Il souffrait d'une angine de poitrine. Il était depuis cinq ans (5 août 1872) membre correspondant de l'Académie des Sciences, où il avait succédé à Hugo MOHL.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

LES LISIÈRES FORÊT-SAVANE DES RÉGIONS TROPICALES

par A. Aubréville

CONDITIONS CLIMATOLOGIQUES. LIMITES D'EXISTENCE DES FORÊTS DENSES HUMIDES TROPICALES

L'étude des statistiques météorologiques des stations situées dans les régions couvertes de ces forêts montre que leur présence est en corrélation avec trois éléments principaux du climat général : indice pluviométrique annuel, durée de la saison sèche, déficit de saturation mensuel. L'examen des statistiques des stations situées vers les lisières forêt-savane est particulièrement intéressant puiqu'elles permettent de connaître d'une façon approchée les valeurs limites de ces éléments au-delà ou en deçà desquelles on trouve toujours la forêt ou la savane. Contrairement à ce que l'on pourrait penser, un indice pluviométrique considérable n'est pas indispensable pour l'existence d'une forêt dense humide. De telles forêts peuvent encore se rencontrer avec une pluviométrie annuelle de 1 250-1 300 mm, pourvu que le déficit de saturation demeure faible, c'est-à-dire que l'humidité atmosphérique demeure élevée et que la saison sèche soit de courte durée. La forêt dense humide tolère une durée de saison sèche de trois mois [1], et aussi une courte durée (deux mois) où le déficit de saturation mensuel atteindrait des valeurs assez fortes. La répartition régulière des pluies dans l'année est donc, à l'intérieur de certains seuils de l'indice pluviométrique annuel et du déficit de saturation annuel, un facteur primordial pour la présence d'une forêt dense humide.

En général les conditions suivantes sont très favorables à la forêt dense humide : déficit de saturation faible, saison sèche nulle ou très courte (trois mois maximum) ce qui correspond à une saison nettement pluvieuse de sept à douze mois, 1 500-1 800 mm de pluies.

La type de la forêt dense humide varie en rapport avec les variations climatologiques, depuis la forêt dense humide sempervirente à la forêt dense humide semi-décidue, entrainant des changements corrélatifs dans la

1. Definition conventionnelle d'un mois sec : moins de 30 mm de pluie; mois très humide : plus de 100 mm; entre 30 mm et 100 mm le mois est ou semi sec ou semi humide. Il est impossible de définir d'une façon précise le seuil écologique de sécheresse pour la végétation, puisqu'il est variable avec la nature du sol, la nature de la végétation et les facteurs climatiques locaux, mais il est permis de penser que la végétation supporte sans trop ou sans souffrir la sécheresse relative de ces mois difficilement définissable écologiquement avec quelque certitude.

Source : MNHN, Paris

composition floristique. Cependant il y a un très important fonds floristique commun à tous les types écologiques à l'intérieur d'une même grande Région chorologique.

Des corrections doivent être apportées dans des cas particuliers. Par exemple, la forêt dense humide supporte des saisons sèches de quatre mois, lorsque le déficit de saturation demeure faible durant cette assez longue saison, ce qui peut se produire dans le cas où la nébulosité demeure très élevée et que les brouillards persistants sont fréquents (montagnes du Mayombé au Congo).

La nature du sol et les conditions hydrographiques de ce sol deviennent des facteurs écologiques de première importance dans les zones où la forêt rencontre des conditions climatologiques limites d'existence, ce qui se produit évidemment dans les zones lisières.

Tout ce complexe édaphico-climatologique permet d'expliquer en gros la répartition des grands ensembles de forêts denses humides et de savanes, mais de multiples cas demeurent écologiquement inexplicables : présence de zones de savanes dans des régions où le climat est très favorable à la forêt (savanes littorales sur la côte d'Afrique occidentale, Guyanes); maintien de forêts dans des conditions écologiques qui apparemment lui sont contraires (hauts plateaux de Madagascar).

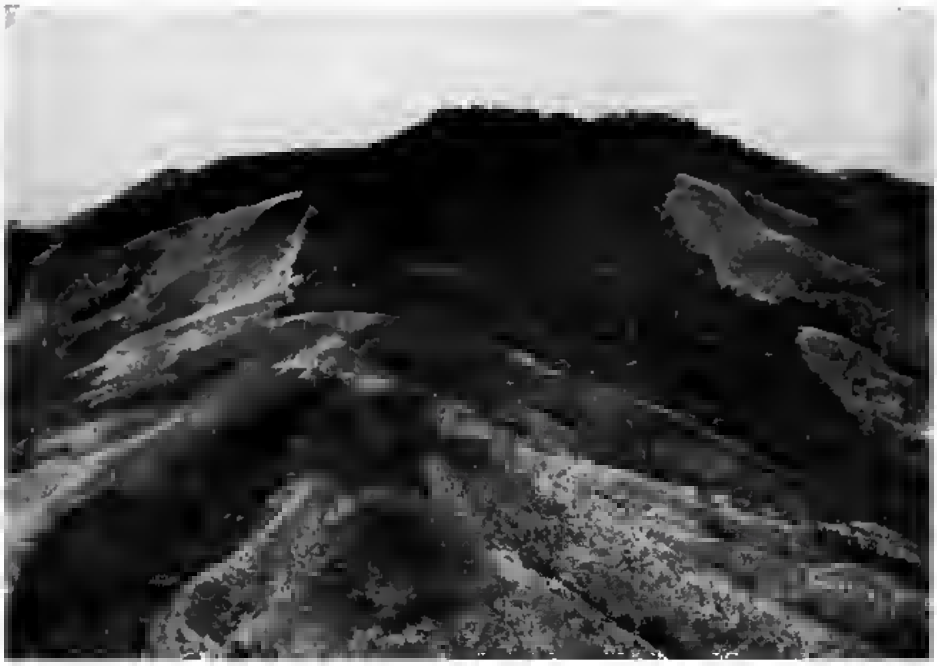
MORPHOLOGIE ET FLORE DES RÉGIONS LISIÈRES FORÊT-SAVANE

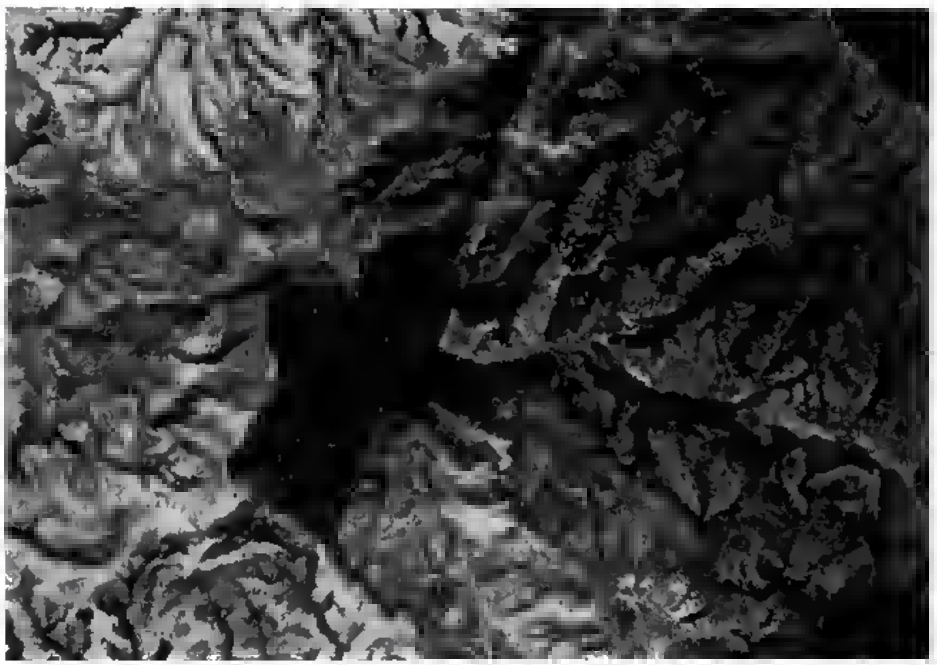
La lisière est toujours d'une netteté remarquable, comme si elle était artificielle. Un pied peut être en forêt et l'autre en savane. Les lisières sont généralement excessivement découpées. Aux approches de ces lisières la forêt, qui était une formation continue recouvrant tous les sols quelles que soient la topographie et leur nature, s'ouvre devant des savanes incluses, petites puis plus vastes, ensuite elle est découpée au contraire en massifs isolés, s'étire dans les vallées, se ramifie en galeries forestières donnant naissance à ces types de paysages que l'on appelle « forêts digitées », « forêts en bois de rennes », etc..., qui compartimentent le pays. Finalement en s'allongeant les prolongements de la forêt en savane deviennent filiformes et insensiblement se dissolvent dans la savane. Dans d'autres cas on peut voir un paysage inverse, les parties déprimées du modelé du sol sont couvertes de savanes, tandis que la forêt subsiste sur les parties en relief sous forme de petits massifs isolés, l'ensemble pouvant prendre le nom de « forêts tachetées ».

Un troisième ordre de faits s'observe au point de vue biologique. La forêt, formation dense fermée, fait place brusquement à une formation herbeuse très ouverte ayant évidemment un microclimat très différent. Il faut ici reconnaître plusieurs cas qui ont une grande importance car on peut en tirer des arguments au point de vue explicatif. Nous y reviendrons plus loin. A la forêt peut en effet succéder brusquement une savane herbeuse, purement herbeuse, ou une savane arbustive, ou une savane boisée, ou même une forêt claire.

Une quatrième observation est immédiate : sans que l'on soit un

Source : MNHN, Paris





Pl. 1. — De haut en bas : Forêt relictuelle de crête de montagne. Mont N'Zawa (Baudoinville, Congo ex-belge). Cas précis de lisière topographique due à l'opposition des feux de brousse destructeurs et de la protection du relief. Partout autour de la forêt, les taches noirâtres des feux récents sont visibles. — La même forêt relique de montagne, photographiée d'avion. Mont Z'Zawa (Baudoinville). (Photos dues à l'obligeance de Mr. Schmitz.

Source : MNHN, Paris

botaniste professionnel on peut constater que deux flores différentes sont en contact, la flore de forêt et la flore de savane. Très peu d'espèces de forêt vivent en savane et réciproquement. L'opposition floristique est aussi brutale que l'opposition biologique et l'opposition topologique. De la forêt à la savane on passe d'un monde à un autre.

Il apparaît alors que l'explication écologique de ce changement telle qu'elle résulterait de l'application des données climatologiques que nous avons exposées sous le titre précédent, valable pour de grands ensembles de formations végétales, n'est pas suffisante pour le détail des zones lisières forêt-savane. Les variations climatiques sont continues. Les changements dans la nature du sol peuvent être brusques, en rapport avec la topographie locale. Dans certains cas ils peuvent paraître déterminants, par exemple apparition de cuirasses latéritiques, de bancs rocheux ou sableux, mais ces mêmes types de sols existent aussi au-delà des lisières et cependant ils peuvent être encore par places recouverts par la forêt. Dans le cas commun il n'apparaît pas que les sols soient si différents de la savane à la forêt voisine que la séparation biologique doivent être aussi précise et brutale qu'elle est. La démonstration expérimentale et l'observation de l'évolution actuelle de la végétation confirme ce raisonnement intuitif, ainsi que nous l'exposons plus loin.

Une cinquième observation d'ordre phytogéographique valable pour l'Afrique tropicale, nous paraît d'une très grande importance. La forêt dense humide africaine est constituée essentiellement par un immense massif forestier presque continu, traversant presque tout le continent du Libéria et de la Côte d'Ivoire à l'Ouganda, et s'étendant de part et d'autre de l'équateur environ du 8° lat. Nord en Côte d'Ivoire à l'Angola et au Congo à hauteur sensiblement du 4° lat. Sud. Cette forêt guinéo-congolaise est une unité floristique. Elle est entourée au nord, à l'est et au sud par de larges zones continues de savanes boisées et de forêts claires dites soudaniennes au nord, zambéziennes au sud, constituant une grande Région chrorologique soudano-zambézienne. Celle-ci a une flore propre relativement riche en nombre d'espèces et de genres souvent endémiques, distincte quoique apparentée à celle de la forêt dense humide guinéo-congolaise et beaucoup moins riche. Or, entre les lisières de cette forêt et les savanes brisées et forêts claires soudano-zambéziennes de l'intérieur aride, assez densément boisées, floristiquement assez riches, s'intercale souvent une zone intermédiaire périphérique, parfois large, de savanes pauvrement boisées et à la flore pauvre. Il y a donc, s'ajoutant aux autres, un hiatus phytogéographique étonnant, car on ne comprend pas comment près de la forêt dense, donc dans des conditions écologiques plus favorables à la végétation que celles qui existent plus à l'intérieur aride du continent, cette végétation ligneuse des savanes lisières soit plus pauvre quant à sa densité et à sa flore.

Source : MNHN, Paris

EXPLICATION ANTHROPIQUE

Elle est évidente pour les observateurs qui connaissent l'Afrique et qui ont eu l'occasion de traverser les lisières forêt-savane. Les populations installées dans les régions forestières défrichent la forêt. Les terrains de culture lorsqu'ils sont abandonnés, temporairement ou définitivement pour différentes raisons, se recouvrent de formations dites secondaires. La puissante vitalité de la forêt est telle qu'il y a une réinstallation forestière qui à la longue, s'il n'y a pas d'autres défrichements, conduit certainement à la reconstitution d'une forêt apparemment semblable à la forêt primitive. Il n'en est pas toujours de même dans les secteurs lisières. Les conditions écologiques sont moins favorables, surtout sur sols sableux ou sur sols superficiels, la vigueur de la végétation est moindre, au surplus une végétation herbacée fort vivace s'installe dans les défrichements et concurrence le recru forestier. En saison sèche, les feux agissant comme facteur de nettoyage de cette brousse mi-ligneuse, mi-herbacée, suppriment ce recru forestier très sensible au feu et favorisent au contraire les herbages. D'année en année la végétation herbacée prend ainsi plus solidement possession du sol avec l'aide des feux. Ceci s'observe sur toutes les lisières actuellement occupées par la population, et toutes les transitions sont visibles depuis la forêt récemment défrichée : d'abord une savane à hauts herbages dominée de place en place par des fûts calcinés de grands arbres encore debout, puis plus loin une savane herbeuse où commencent à s'installer quelques arbustes d'espèces résistantes au feu, originaires de la flore des savanes boisées de l'intérieur semi aride du pays.

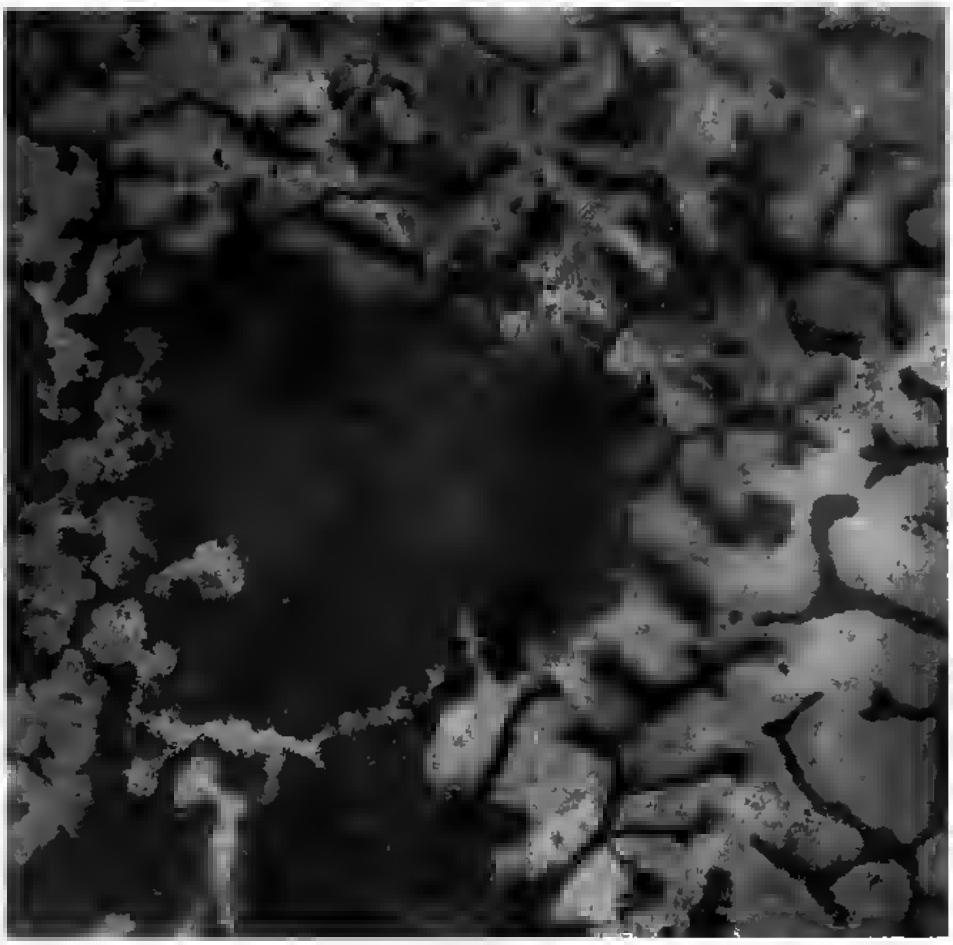
Quand le pays est ainsi graduellement savanisé, il « brûle » chaque année à la saison sèche. C'est un phénomène général en Afrique tropicale; le « feu de brousse » a été trop étudié et décrit en Afrique par nous et par beaucoup d'autres pour que nous y revenions longuement ici. C'est depuis longtemps un fait qui a une valeur de facteur climatologique par sa généralité et son ancienneté. Il entretient la savanisation de l'Afrique humide et sèche. Il est incontestable que l'homme avec ses défrichements et auteur direct des feux de brousse culturaux ou sauvages est à la base de l'explication de ces étranges lisières forêt-savane si peu conformes à un concept de continuité biologique. Les lisières sont d'une presque parfaite netteté parce que généralement les feux annuels empêchent toute possibilité de colonisation par des espèces pionnières des forêts limitrophes, trop sensibles à ces feux courants, et parce que d'autre part ils s'arrêtent devant le mur végétal infranchissable de la forêt dense lorsqu'il se présente.

Les lisières de la forêt sont d'autant plus attaquées par les populations rurales que celles-ci, lorsqu'elles viennent des régions de savanes plus sèches, ont tendance à s'y fixer, parce qu'elles y trouvent des terres neuves humifères, d'accès facile. Pour accéder aux cultures établies en forêt, les sentiers partant des villages empruntent de préférence les savanes.

Pour des nécessités de défense les populations de ces régions lisières s'intallèrent aussi autrefois dans les îlots forestiers précédant les lisières.

Source : MNHN, Paris

Le village était construit au cœur de la forêt, ainsi protégé d'attaques éventuelles par une barrière facilement défendable. Ces îlots aujourd'hui sont cultivés et disparaissent. Certains ne sont plus marqués que par des



Pl 2. — De haut en bas : Installation spontanée en taches de la végétation forestière dans des « cellules » d'une formation mosaïque savane et forêt digitée ». Taches sombre entre des digitations forestières. De Yaoundé vers l'Adamaoua. (Photo de l'I. G.N. prêtée par M. LETOUZEY.

formations secondaires semi-herbeuses qui contrastent d'aspect avec la savane environnante.

ATTAQUE DIRECTE DES LISIÈRES PAR LES FEUX DE BROUSSE ET INCENDIES DE FORÊT

On écrit volontiers que la forêt dense humide est incombustible et donc invulnérable aux feux et qu'elle ne peut disparaître qu'après défrichement. Ce n'est pas exact pour les forêts denses sous climat assez sec,

Source : MNHN, Paris

comptant par exemple cinq mois de saison sèche, que nous appelons plutôt "forêt sèche semi-décidue" ou "décidue". Leur cas n'a pas à être considéré ici. Mais sous certaines conditions écologiques les forêts denses humides elles-mêmes peuvent être attaquées directement par les feux provenant des savanes limitrophes. Nous l'avons constaté en Afrique équatoriale (Gabon, Congo). Les lisières attaquées par les feux se reconnaissent aisément parce qu'elles sont généralement frangées d'une bande de fougères qui ont poussé sur le sol humifère perdu par la forêt sur son pourtour, et parce qu'on y voit en bordure même des fûts d'arbres. Une lisière intacte est au contraire protégée par un bouclier de buissons et de lianes cachant les fûts qui demeurent en retrait. Dans le cas d'une attaque récente il peut même subsister quelques troncs calcinés.

D'autres attaques que nous avons observées étaient insidieuses. La forêt ne brûle pas à proprement parler. En saison sèche si la forêt perd partiellement son feuillage il y a sur le sol une épaisse couverture de feuilles mortes. Le feu de la savane se communique à cette litière sèche, et il se propage dans cette couverture à quelques mètres ou dizaines de mètres en profondeur. Les arbres, arbustes et lianes de la forêt ne sont atteints qu'au pied par ce feu courant qui ne se communique donc pas à la forêt proprement dite, mais les brûlures au pied suffisent à provoquer plus ou moins rapidement leur mort. Ce mode de destruction de la forêt a été observé sur une grande échelle dans des forêts reliques qui subsistent encore sur les hauts plateaux de Madagascar. Celles-ci peuvent donc être détruites à la fois par recul lent des lisières et aussi, par temps de grande sécheresse, en profondeur par combustion propagée dans la couverture morte et dans les souches. La forêt de montagne des hauts plateaux malgaches a été ainsi détruite non seulement par les défrichements mais directement par le feu. Il lui succède immédiatement et irréversiblement une savane ou une steppe herbeuse.

EXPLICATION GÉNÉRALE DE LA SAVANISATION AFRICAINE PAR DES CAUSES ANTHROPIQUES

L'explication anthropique d'un recul des lisières de la forêt dense est à la base d'une explication générale des actuelles formations de savanes boisées et de forêts claires où coexistent deux formations antagonistes, herbacée et forestière, explication satisfaisante pour l'entendement biologique et prouvée par de nombreux faits. Avant l'occupation de l'Afrique par des populations agricoles de défricheurs, alors qu'elle n'était habitée que par des peuplades dispersées vivant de chasse, de pêche et de récoltes de produits naturels, un couvert forestier dense et continu s'étendait sur toute l'Afrique tropicale, humide et sèche, jusqu'aux régions très arides et désertiques où existaient déjà les steppes boisées ou arborées, à la flore xérophile, qui s'y trouvent encore aujourd'hui semblables à ce qu'elles étaient autrefois. Se succédaient parallèlement aux variations du climat : l'actuelle forêt dense humide sempervirente, la forêt dense humide semi-décidue, puis des formations encore denses, plus sèches,

Source : MNHN, Paris

d'une structure différente, forêt sèche semi-décidue, forêt sèche décidue, mélangées à des fourrés sur les sols médiocres. Ces forêts sèches étaient constituées par la même flore forestière qui est aujourd'hui celle des savanes boisées et forêts claires, mais à l'intérieur de peuplements denses fermés, le sol n'était pas couvert comme maintenant par la formation graminéenne dense qui est la caractéristique de la savane actuelle. Il n'y avait pas passage brusque de la flore humide à la flore sèche, mais dans des zones de transition il y avait interpénétration des deux flores.

Pl. 3. — Installation spontanée en taches de la végétation forestière dans les mosaïques « savanes-forêt digitée ». Autre exemple. Massif du Mont Pangar (125 km au N-N-O de Bertoua. Cameroun. (Photo de l'I.G.N. prêtée par M. Letouzey).

L'homme préhistorique dès qu'il connut l'usage du feu s'en servit pour pouvoir se déplacer et pour chasser plus facilement dans ces formations sèches très lianeuses, qui étaient souvent impénétrables, mais très inflammables en saison sèche. C'est ainsi que depuis des temps très anciens ces forêts commencèrent à s'éclaircir et que les herbages issus de quelques stations spécialement sèches, profitant des ouvertures, proliférèrent en formations herbeuses, les savanes. A la différence des espèces de forêt humide, les espèces des forêts sèches résistèrent au feu, comme elles se maintiennent aujourd'hui en dépit des passages annuels des feux de brousse, en raison de leurs écorces protectrices et de leur facilité de reproduction végétative. Ainsi se constituèrent les savanes boisées, compromis de végétation forestière et de végétation herbeuse. Ultérieurement les défrichements culturaux accélérèrent le processus de la formation des actuels paysages.

Source : MNHN, Paris

En approchant des zones à climats plus humides où il y avait mélange des deux flores, les feux puis les défrichements provoquèrent une sélection, les espèces vulnérables furent éliminées et les autres persistèrent. Une limite se dégagea qui est la limite d'équilibre entre la forêt dense humide résistante naturellement au feu et le feu de brousse annuel. L'action de ceux-ci à la longue favorisant toujours les herbages ne put qu'accentuer le contraste entre forêt et savane. Les populations agricoles plus tard occupant les lisières firent encore reculer les limites d'équilibre naturel au détriment de la forêt dense humide qu'elles ne purent d'ailleurs défricher que lorsqu'elles eurent l'usage des haches en fer.

Ainsi s'explique d'abord ce hiatus biologique constaté à la limite forêt-savane, de même la formation de savanes boisées où se concurrencent arbres, arbustes et herbes et où les lianes ont pratiquement disparu. Cette explication n'est pas encore admise par ceux des phytogéographes qui demeurant très sensibles à l'immensité des pays couverts de savanes boisées, et ayant peine à admettre qu'une transformation à aussi grande échelle ait pu être faite simplement par l'action séculaire du feu, préfèrent considérer les paysages de savane boisée comme une formation naturelle.

Cependant les arguments ne manquent pas en faveur de l'explication proposée.

1. Il subsiste encore des restes des anciennes forêts sèches denses constituées par la flore des savanes boisées. Ils sont rares car la forêt dense sèche étant très vulnérable aux feux, a disparu depuis longtemps sauf dans quelques reliques. Nous en avons observé en Afrique occidentale (Casamance, Guinée, Soudan) et surtout vers la limite de partage des eaux entre le Congo et le Nil sur la frontière entre le Soudan et la République Centrafricaine. De beaux massifs existent aussi sur les confins du Katanga et de la Zambie (ex-Northern Rhodesia).

2. La démonstration expérimentale a été faite que par simple protection contre les feux de brousse des parties de savanes boisées après quelques années se fermaient, c'est-à-dire qu'une végétation forestière dense se reconstituait éliminant parfois complètement sous son ombrage les graminées de la savane. Nous avons vu les résultats de telles expériences en Côte d'Ivoire, au Katanga et en Northern Rhodesia. D'autres ont été décrites au Congo ex-Belge et en Nigéria. Elles donnent la preuve indiscutable que les savanes boisées actuelles ne constituent pas une formation climacique, mais que leur climax est une formation forestière dense.

En Afrique orientale les éleveurs ont fait l'observation que sans les feux annuels les pâturages se garnissaient rapidement d'une végétation d'arbrisseaux qui à la longue risquait d'en réduire l'étendue. Dans le Parc National Albert, au Kivu, où la protection contre les feux était assurée depuis assez longtemps on a observé dans ce qui était, à la création du Parc, une savane ou une steppe boisée une recrudescence de la végétation ligneuse qui diminuant trop la surface des pâturages pouvait devenir préjudiciable au peuplement des herbivores.

Source : MNHN, Paris

Pl. 4. — De haut en bas : Rapidité avec laquelle dans les pays de « savanes aberrantes » la forêt envahit les ravins et cirques d'érosion récents. Abords du Mayombé près de Pointe Noire. — Aspect d'une savane en cours de colonisation spontanée par la végétation forestière. Disparition par étouffement d'une *Piliostigma (Bauhinia) Thonningii*, arbuste caractéristique de la savane boisée par l'invasion d'une flore de forêt. Letta près de Bertoua. Cameroun. (Photo LETOUZEY.)

Source : MNHN, Paris

Pour nous donc il ne peut y avoir aucun doute. En Afrique tropicale les savanes boisées et forêts claires, les lisières si nettes forêt-savane sont des effets les uns à cause lointaine, les autres contemporains d'une action anthropique résultant des feux et des défrichements.

Nous devons ici donner l'explication de ce fait que nous avons signalé plus haut, cette différence constatée parfois d'une zone savanisée, herbeuse ou peu boisée sur les lisières de la forêt alors que plus à l'intérieur, donc sous climat plus aride les savanes boisées et forêts claires sont parfois densément forestières. Il y a en effet deux origines possibles des savanes. Celles qui se sont formées à la place des anciennes forêts sèches comprenant des espèces partiellement résistantes au feu : elles sont plus densément boisées et floristiquement riches. Puis celles apparues après défrichement des lisières de la forêt dense humide; à cette forêt succéda une pure savane herbeuse qui à la longue fut cependant colonisée par des espèces très banales émigrant des régions plus sèches; ces savanes sont donc peu boisées, et leur flore forestière demeure pauvre. Il est possible qu'avec le temps, il y ait une atténuation de ces différences, la flore forestière sèche ayant tendance à progresser dans toutes les savanes herbeuses en dépit des feux.

La considération des densités du boisement, de la nature et de la richesse de la flore forestière nous paraît de toute première importance pour discuter de l'origine d'une région de savane. Sauf le cas de savanes herbeuses édaphiques, les savanes herbeuses ou peu boisées, ayant une flore forestière pauvre ne sont pas des formations climaciques. Elles ont une origine anthropique contemporaine ou peut-être une origine paléoclimatique récente, disons du quaternaire le plus proche.

TENDANCE A LA PROGRESSION DE LA FORÊT DENSE DANS LES SAVANES

Tous les phénoménes que nous venons d'examiner étaient des manifestations de recul des lisières des forêts denses sous l'action directe ou indirecte des populations. On constate en sens contraire des phénomènes inverses de progression de la flore forestière dans des cas particuliers où l'action humaine ne s'exerce pas, et qui prouvent donc une tendance naturelle à l'extension des forêts. Ils complètent ainsi les preuves expérimentales que nous venons d'exposer d'où nous avons conclu au caractère non climacique des lisières actuelles et des formations de savanes boisées.

Nous avons eu assez rarement l'occasion d'observer de tels cas certains de progression, car rarement les savanes et les lisiéres des forêts sont à l'abri des feux. Ils sont visibles et manifestes dans des petites savanes incluses en forêt, au Congo, au Gabon, dans la haute Sangha, le nord Cameroun et dans l'Ouganda, et je les ai décrits en leur temps. Des essences de la forêt s'installent en savane sur les lisiéres et finissent par occuper tout le terrain découvert. Ce sont aussi les lianes qui « sortent » des lisières et qui envahissent les cimes des arbustes typiques de la savane qu'elles

Source : MNHN, Paris

finissent par étouffer ainsi que les herbes qu'elles recouvrent. A des stades plus avancés j'ai vu dans l'Ouganda des petits arbres, *Terminalia* de savanes, dépérissant sous une végétation forestière dense, non loin des lisières. Au Gabon, l'okoumé *(Aucoumea Klaineana)* est très localement un agent évident de progression des lisières. Au Congo ex-belge, on a signalé des envahissements de savane par des peuplements de *Xylopia*. Au Congo sur les plateaux batékés j'ai décrit comment des boqueteaux de forêt s'installèrent en savane, nés à la suite d'une occupation humaine, cas exceptionnels où l'homme involontairement favorise l'établissement d'un état forestier. Enfin il est remarquable d'observer la rapidité avec laquelle dans des cirques d'érosion creusés en savane, la végétation forestière s'installe et accompagne le recul des falaises en amont.

Tous ces cas observables directement, toujours très limités, d'extension rapide de la végétation forestière quand la nature est livrée très librement à elle-même et les expériences déjà faites, nous induisent à considérer comme des indices de progression des forêts, certains paysages de lisières forestières très découpées.

Nous avons signalé plus haut ces paysages de forêt digitée au-delà de la ligne marquant la fin de la forêt continue. Ces ramifications progressent le long des dépressions du modelé, parfois se rejoignent et encerclent des savanes. Ailleurs la progression se fait par bonds. De petits boqueteaux, de forme circulaire en général, se trouvent en savane au-delà des galeries forestières. En l'absence de feux de brousse, très probablement un arbre et quelques buissons se sont installés sur un sol peut-être plus frais. D'autres espèces de forêt les rejoignent, lianes, arbrisseaux, et autour de l'arbre pionnier, un fourré fait boule de neige et forme l'amorce d'un boqueteau. Ces paysages de « savanes à boqueteaux » sont pour moi le signe d'une forêt en progression. Ils s'observent souvent dans les savanes littorales en Afrique (Côte d'Ivoire, Gabon), et en Amérique (Guyanes, Llanos), sous des climats forestiers. Parfois ces boqueteaux donnent au contraire très nettement des signes de régression, quand ils sont cultivés et attaqués simultanément d'abord sur leurs lisières puis dans leur masse par des feux de brousse.

EXPLICATION PALÉOCLIMATIQUE DE L'INSTABILITÉ DES LISIÈRES FORÊT-SAVANE

Un certain nombre de considérations peuvent être ainsi résumées :

1° Tendance sous des climats dits quelquefois « de savane » parce qu'ils correspondent en fait à la présence de savanes, — mais expression impropre parce que ces savanes boisées ne sont pas des formations édaphico-climatiques stables donc climaciques —, à l'établissement d'un état forestier quand cette tendance n'est pas masquée par une régression à cause anthropique. Cette tendance est démontrée comme nous l'avons dit par l'expérimentation et par l'observation.

2° Instabilité de certaines formations forestières, comme les forêts

Source : MNHN, Paris

des hauts plateaux de Madagascar, sous des climats encore assez pluvieux mais comportant une assez longue saison sèche de cinq mois, manifestée par la facilité avec laquelle elles sont détruites par les feux, et auxquelles succèdent des savanes ou des steppes strictement herbeuses. Ces forêts n'existent plus que sous formes de quelques reliques en voie de disparition.

3° Existence de vastes savanes dans des régions littorales sous des climats forestiers, sur des sols sablonneux donc écologiquement secs, mais qui portent néanmoins des forêts denses humides autour de ces savanes. Nous les avons appelées ailleurs et pour cette raison des « savanes écologiquement aberrantes ».

4° Présence fréquente de grandes savanes herbeuses ou pauvrement arbustives sous des climats encore favorables à la forêt à la périphérie de celle-ci en Afrique, explicable certes par des défrichements suivis de feux annuels, mais dont quelquefois la très grande étendue et la très faible densité du peuplement humain peuvent faire douter de cette explication anthropique contemporaine.

Tous ces ordres de faits induisent à la conception d'un équilibre biologique non atteint dans les régions tropicales humides, et j'ai été amené à penser que nous assistions à une phase de l'évolution vers cet équilibre, masquée le plus souvent par l'action humaine (savanes écologiquement aberrantes) ou au contraire, dans certains cas accélérée par cette action humaine (forêts en équilibre instable de Madagascar remplacées par des savanes herbeuses). Tous ces faits semblent être des conséquences à retardement d'anciens états climatiques actuellement perturbés. Nous les avons interprétés plus précisément comme un effet retardé des modifications climatiques consécutives aux dernières catastrophes glaciaires. On pourrait voir aussi dans cette instabilité une conséquence d'une théorie soutenue récemment par E. BERNARD sur des déplacements périodiques de l'équateur thermique à la révolution de 21 000 ans entraînant évidemment des changements dans l'emprise territoriale des formations végétales de la zone équatoriale.

Ainsi tendance à un équilibre nouveau, action anthropique, s'imbriqueraient pouvant, par leurs actions conjuguées et généralement opposées, être à la base d'une explication générale de l'instabilité des lisières forêt-savane en zone tropicale.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

UN NOUVEAU SYSTÈME DE CLASSIFICATION DES SAPOTACÉES DE BAEHNI

par A. Aubréville

Charles Baehni s'est passionné toute sa vie pour l'étude de la famille des Sapotacées. En 1938 dans un premier mémoire sur cette famille publié dans « Candollea », il faisait l'étude critique des genres. Peu d'entre eux trouvaient grâce devant lui, vingt-sept seulement étaient conservés, et en outre une dizaine, trop imparfaitement connus, étaient mis en instance de jugement. Un peu plus tard, en 1942, dans un second mémoire sur le genre *Pouteria* il confirmait son opinion, et donnait à ce genre génophage 318 espèces reprises dans une clé dichotomique d'identification qui était un vrai labyrinthe. Mais il ne cessait de s'intéresser à la famille dont la connaissance progressait comme augmentait la documentation. Il avait résolu de reprendre son système de classification — sa conception du genre *Pouteria* n'était pas toujours partagée — quoique commode pour les botanistes d'un point de vue nomenclatural, en éliminant toute hésitation quant à des choix difficiles entre genres proches.

Je travaillais moi même à cette famille, dont successivement à partir de 1960 je publiais des révisions partielles dans « Adansonia » et dans les Flores « de la Côte d'Ivoire », du « Gabon », du « Cameroun », et du « Cambodge, Laos et Vietnam ». Nos études étaient conduites donc simultanément, et je mettais à la disposition de Charles Baehni toutes nos riches collections du Muséum National d'Histoire Naturelle, qu'il vint consulter à Paris. Sa mort en janvier 1964 survint alors que sa révision générale était pratiquement achevée. Ses manuscrits purent être publiés à Genève, l'un « Nouvelles définitions de Sapotacées » dans « Archives des Sciences » en 1965 (vol. **18**, fasc. 1), l'autre « Mémoire sur les Sapotacées III. Inventaire des genres » dans « Boissiera », en 1965 également. Baehni ne put prendre connaissance ni de mon « Système de classification des Sapotacées » paru dans « Adansonia » au début de 1964, ni de mon « Mémoire sur les Sapotacées » paru en janvier 1965. Inversement, je viens seulement de prendre connaissance des travaux de Baehni publiés en 1965 à Genève. Nos mémoires furent donc rédigés d'une façon absolument indépendante et bien que nous portions le même intérêt à la famille, Baehni ne me fit jamais part de ses conceptions nouvelles sur la classification qu'il méditait.

Aussi ma surprise a été grande quand j'ai lu ses études posthumes, de constater qu'il ne s'agissait pas d'une mise au point de ses idées anté-

Source : MNHN, Paris

rieures sur la classification des genres, mais d'un véritable bouleversement de la classification sur les grandes lignes de laquelle, surtout depuis H. J. LAM, on paraissait à peu près d'accord. Il est bien connu que dans cette famille homogène les divisions génériques ne se dégagent pas facilement et que beaucoup de botanistes de DE CANDOLLE, à BENTHAM, HARTOG, RADLKOFER, ENGLER, BAILLON, DUBARD, BAEHNI et J. H. LAM ont essayé d'arriver à un systéme satisfaisant, sans y parvenir encore complètement. Mais le nouveau système de BAEHNI introduit des innovations de principe qui si elles étaient admises, pertuberaient profondément la compréhension et la nomenclature de la famille.

Parce qu'elles sont souvent en désaccord avec les principes du système que j'ai moi même proposé en 1964-1965, je me vois avec regret contraint de faire une analyse des conceptions nouvelles de BAEHNI sans autre délai. Ce sont des principes importants de taxonomie qui sont en cause; ils doivent être discutés, quelque respect et sympathie profonde que j'avais pour la grande personnalité de Charles BAEHNI. Je n'ai l'intention ici que de rester sur ce plan des principes, en citant quelques exemples d'application, car traiter de tous les cas contestables m'entrainerait trop loin. Je le ferai en d'autres occasions opportunes.

TAXONOMIE DES GRAINES

Depuis toujours, BAEHNI avait insisté sur l'importance taxonomique des caractères des graines pour la classification des Sapotacées. J'en étais persuadé moi même également, et j'ai longuement insisté sur les critères tirés des graines dans ma propre monographie de la famille. Rappelons simplement que les graines de Sapotacées, de toutes dimensions et formes, montrent une partie lisse, brillante, vernissée, généralement brune, latéralement et dorsalement, et sur la face ventrale qui était soudée au péricarpe dans le fruit, une partie rugueuse, mate, grisâtre, trés contrastée avec la premiére, que l'on appelle la « cicatrice » de la graine, ou cicatrice séminale. La position, la forme, l'extension de cette cicatrice au dépend de la partie brillante, sont des caractères spécifiques et génériques assez constants. Il est donc naturel de les utiliser comme critères de classification des espèces et éventuellement des genres. Il y a d'une façon évidente deux grandes catégories de cicatrices, les unes latérales — plus ou moins développées — ce sont les plus communes, de forme linéaire, étroitement oblongue, oblongue, ovée, largement ovée, etc., les autres basilaires ou basi-ventrales, situées à la base de la graine, de forme circulaire, ou elliptique. BAEHNI avait nommé en 1938 deux sous-familles pour ces catégories, les *Pleuroiraumeae* et les *Basiiraumeae*. La distinction subsiste évidemment en 1965, bien que la terminologie disparaisse. Il avait remarqué que l'on pouvait aller plus loin, et croyait pouvoir utiliser les caractères de la cicatrice séminale pour classer tribus, sous-tribus et genres. Ces caractères sont incontestablement d'excellents caractères différentiels à l'échelle des genres. La conception nouvelle de BAEHNI est de bâtir sur eux toute l'ossature de la classification, simplement en

Source : MNHN, Paris

classant les genres en six catégories suivant la longueur et la largeur de la cicatrice.

Sous-famille des Madhucoïdées	Cicatrice étroite	longue	tribu des Madhucées
		courte	tribu des Chrysophyllées
Sous-famille des Croixioïdées	Cicatrice longue	longue	tribu des Croixiées
		courte	tribu des Baillonellées
Sous-famille des Mimusopoïdées	Cicatrice basilaire ou basi-latérale	longue	tribu des Nésolumées
		courte	tribu des Mimusopées

L'inconvénient d'abord pratique de cette base de classification est que, si pour certains genres et espèces, les graines peuvent être placées assez facilement dans l'une de ces catégories, il n'en est pas de même pour toutes celles qui sont sur les limites du long et du court, du large et de l'étroit. Baehni a bien cité des exemples choisis, mais cela ne supprime pas les difficultés qui sont soulevées à propos des autres espèces qui se placent sur les frontières des catégories. J'ai insisté moi-même dans ma monographie sur ces difficultés. Mais surtout, par l'application rigide des six catégories, Baehni a été conduit à constituer des groupes tribaux ou génériques qui ne sont pas toujours naturels, en ne tenant pas compte des arguments contraires ou favorables au rapprochement que l'on peut tirer des analyses florales. Par exemple deux espèces très proches se trouvent dans le cas suivant placés dans deux genres et même deux tribus différentes. *Mastichodendron foetidissimum* (Jacq.) Lam et *Mastichodendron capiri* (A. DC.) Cronq. espèces très affines deviennent, chez Baehni, *Mastichodendron foetidissimum* (Jacq.) Lam, Mimusopée (fig. 201), et *Paralabalia capiri* (A. DC.) Baehni, Nésolumée (fig. 258), la première étant vue comme ayant une cicatrice courte, et la seconde une cicatrice longue.

La considération de la fleur venant chez Baehni en seconde ligne, il n'hésite pas à découper un genre très homogène par les fleurs — homogène jusqu'à des détails de la fleur — parce qu'il y a des variations dans la cicatrice de la graine. J'ai donné dans la « Flore du Cambodge, Laos, Vietnam » (fasc. 3) plusieurs dessins de fleurs d'espèces de *Xantolis*, qui sont absolument comparables à l'espèce type indienne du genre, *X. tomen-*

Source : MNHN, Paris

losa (Roxb.) Rafinesque. Celle-ci demeure bien pour BAEHNI un *Xantolis*, mais toutes les autres espèces sont déplacées dans *Pouteria*, parce que leurs cicatrices sont plus courtes et étroites que dans le type. Or les graines montrent des variations depuis une cicatrice étroite longue *(X. cambodiana)* à une cicatrice étroite nettement courte *(X. embellifolia)* [1]; il s'agit incontestablement selon nous du même genre *Xantolis*, lequel au surplus n'est pas un *Pouteria* si l'on considère la présence d'albumen chez le premier, son absence chez le second.

Nous pourrions multiplier les exemples de ce genre. Citons encore celui du genre malgache *Capurodendron* qui compte de nombreuses espèces. J'ai publié plusieurs dessins de fleurs et de fruits [2]. Par les fleurs toutes ces espèces appartiennent à un même genre — même en considérant les détails des fleurs. — Les graines montrent au contraire d'assez étonnantes différences d'une espèce à l'autre. En conséquence BAEHNI range les unes dans *Mastichodendron*, les autres dans *Pouteria*, d'autres demeurent « out », car *Capurodendron* disparaît. Ces espèces ne sont certainement pas des *Mastichodendron* à cicatrice séminale nettement basale, ni des *Pouteria* dont les fleurs sont d'un type différent.

Le problème des *Capurodendron* malgaches devra sans doute être repris quand toutes les graines des vingt-deux espèces nommées seront connues, car actuellement nous ne connaissons que onze graines.

CAS DU NOUVEAU GENRE *CYNODENDRON BAEHNI*

Plusieurs espèces américaines traditionnellement attribuées au genre *Chrysophyllum* ont des types de graines très différents. J'avais signalé cette anomalie dans une étude sur les Chrysophyllées américaines (Adansonia **1**, 1 — 1961), en ajoutant que j'hésitais à diviser le genre sur le seul fait de l'hétérogénéité des graines, en raison de la remarquable homogénéité florale de ce groupement d'espèces, alliée même à un certain type constant de la nervation des feuilles. BAEHNI n'a pas eu cette hésitation en se conformant à son système rigoureux fondé au premier chef sur les cicatrices séminales et il a créé un nouveau genre, distinguant donc le genre *Chrysophyllum* L. à graine carénée, à cicatrice latérale oblongue, du nouveau genre *Cynodendron* à graines arrondies, à cicatrice basilaire ou basi-ventrale, dont le testa est au surplus marqué de sillons provenant des cloisons des loges avortées comprimées contre l'unique graine développée (graines dites polyconques de BAEHNI).

Nous adoptons le nouveau genre, qui se justifie par un argument supplémentaire. En effet chez le *Chrysophyllum Cainito* L., type du genre *Chrysophyllum*, tous les ovules ou presque sont fertiles, le fruit a jusqu'à

1. Par ailleurs le dessin d'une graine de *X. tomentosa* de BAEHNI (fig. 1, p. 151 d'après le n° 3275 Pierre (P) est en réalité celui d'une espèce voisine *X. dongnaiense* (Pierre ex Dubard) Aubr.

2. Adansonia **2**, 1 (1962).

Source : MNHN, Paris

10 graines fertiles. Chez les *Cynodendron*, le fruit ne contient généralement qu'une seule graine; l'ovaire est à (4-) 5(-7) loges.

Le cas *Cynodendron* est différent de ceux que je viens d'exposer plus haut. Les *Xantolis* ont le même type de cicatrice, seules des différences de longueur se constatent entre espèces. Le cas des *Capurodendron* doit encore être réservé, quoi qu'il en soit leur attribution aux *Pouteria* et *Mastichodendron* ne me paraît pas acceptable.

La création du genre *Cynodendron* réduit pour nous le genre *Chrysophyllum* à l'unique espèce de Linné, curieux aboutissement d'un genre qui fut considérable dans la bibliographie botanique.

Ce genre se rapproche du genre océanien *Nesoluma* par la cicatrice de la graine. L'organisation florale ne permet pas un plus étroit rapprochement.

Nous ferons remarquer ici combien l'excessive importance donnée par Baehni aux caractères des cicatrices l'a entraîné à une répartition des genres dans des tribus aboutissant à un système artificiel. La considération en première ligne du calice à 2 verticilles permet de réunir dans une sous-famille naturelle des Mimusopoïdées des genres très proches par l'organisation florale (nombre de pièces, appendices dorsaux, staminodes), comme *Mimusops*, *Manilkara*, *Autranella*, *Butyrospermum*, *Lelestua*, *Vitellariopsis*, *Muriae*, *Murianthe*, etc. Cela nous paraît l'évidence même. Le rigide système de Baehni, l'amène à une dislocation de ces genres dans trois sous-familles (s. Baehni) Madhucoïdées, Croixioïdées, Mimusopoïdées, où ils trouvent place dans des tribus avec d'étranges voisinages, les *Cynodendron* (anciens *Chrysophyllum*) voisinent chez les Nésolumées avec les *Autranella*, *Labourdonnaisia;* les *Sideroxylon* avec les *Mimusops*, chez les Mimusopées. J'avoue ne plus comprendre la pensée de Baehni.

Je conclus sur ce point en disant que si la considération de la cicatrice est très importante pour la délimitation des genres — en tenant compte de certaines possibilités de variations — elle n'est pas admissible aux échelons supérieurs comme critère primordial de classification.

ALBUMEN

Baehni n'admet pas le critère de la présence ou non d'albumen dans la graine, pour la raison que selon lui ce n'est pas une constante spécifique et encore moins générique. Cependant nous y avons recouru chaque fois que possible, et lorsqu'il est en corrélation avec d'autres caractères floraux, il nous a semblé digne de considération. Cette différence de conception entraîne évidemment des écarts importants entre la classification de Baehni et celles des auteurs qui retiennent la présence ou l'absence d'albumen comme un bon critère séparatif. Les graines de *Pouteria* n'ont pas d'albumen, celles de *Planchonella* en ont; beaucoup d'espèces de *Pouteria* sensu Baehni sont extraites de ce genre par d'autres auteurs parce que leurs graines sont albuminées, ce caractère différentiel se cumulant avec d'autres. La divergence ici est frontale.

Source : MNHN, Paris

TAXONOMIE FLORALE

Baehni parmi les caractères floraux essentiels de la classification retient évidemment le nombre des verticilles d'étamines, la présence ou non d'appendices dorsaux aux lobes de la corolle, la présence ou l'absence de staminodes, les ovaires à une ou plusieurs loges. Mais pour lui les caractères floraux sont toujours subordonnés au critère de la cicatrice de la graine. Cependant lorsqu'on étudie de nombreuses analyses de fleurs provenant de nombreux genres de tous continents et que l'on compare ces dessins d'analyse entre eux on ne peut manquer d'être frappé de la ressemblance de certains d'entre eux. Des types floraux se dégagent des comparaisons qui, en corrélation éventuelle avec d'autres caractères, mettent en évidence des groupements naturels. Souvent ils sont aussi liés à des caractères de fruits et de graines. Pour nous, ces groupements naturels d'espèces, ont une valeur tantôt générique, parfois subgénérique.

Baehni n'accorde aucune attention à l'existence de semblables groupements floraux structuraux qui ont pour nous une valeur de classification et qui sont d'un très grand secours pour les identifications.

Baehni discute précisément (p. 7) à propos de l'exemple d'une espèce camerounaise *Pouteria hexastemon* Baehni dont la fleur est connue, mais non la graine. Selon l'hypothèse d'une graine appartenant à l'une des six catégories de cicatrices précitées, il estime que cette espèce pourrait être ou un *Rhamnoluma*, ou un genre proche de *Calocarpum*, ou un *Xantolis*, ou un *Pouteria*, ou *Paralabalia*, ou *Sideroxylon*. L'analyse florale seule nous a conduit au rapprochement à un *Richardella* américain car il y a un type de fleur *Richardella*. Il s'agit probablement d'une espèce fruitière de ce genre introduite autrefois d'Amérique au Cameroun. Les types floraux [1] ont bien une valeur de classification qui à l'échelon des genres se reconnaissent parfaitement d'une région à une autre même très éloignées.

En particulier Baehni n'attache aucune valeur générique au nombre des pièces florales, sépales, pétales. Il n'a jamais admis par exemple que le genre *Pouteria* Aublet avait une fleur typiquement tétramère. Cela limite beaucoup l'extension dans le monde de ce genre ainsi compris dans son sens originel restreint. Il est certain que dans certains genres et espèces il y a des variations dans le nombre des lobes de la corolle par exemple; les unes sont individuelles et sans importance, les autres montrent une irrégularité qui est un caractère spécifique ou générique pour un groupe d'espèces; mais les comptages font toujours ressortir un type statistique, par exemple 5, 6, 8, 10. Faute d'être persuadé de la valeur taxonomique de telles considérations, Baehni par exemple place ensemble dans *Chrysophyllum* s. Baehni des genres aussi différents que *Caramuri* (6-10 pét. et ét.), *Ochrothallus* (5-) 10 pét, et ét.

1. En l'espèce : 5 sép., 6 pét., 6 étam. à courts filets insérés près de la gorge, 6 staminodes pointus, ovaire à 6 loges, stigmate lobé.

Source : MNHN, Paris

Les *Ochrolhallus*, genre néo-calédonien, comprennent des espèces à structure fixe : 5 sépales, 10 pétales et étamines, ovaire à 5 loges *(O. lilsaefolius, Sarlinii)*, mais chez d'autres espèces le nombre des lobes des étamines varie de 7-10, parfois même il descend à 5.

Pour nous, la tendance évolutive dans ce genre est dans la réduction du nombre des lobes de la corolle. Le type le plus primitif et stable comporte une corolle à 10 lobes et étamines épipétales. Mais chez plusieurs espèces la tendance à la réduction est très nette quoique irrégulière. Ce groupe d'espèces demeure cependant caractérisé à la fois par le nombre 10 des pétales et sa tendance à l'irrégularité. C'est un groupe distinct de celui des *Chrysophyllum* (sens ancien) où le nombre des pétales est de 5 (± 1)

La position du cycle des étamines a pour nous également une importance taxonomique, surtout quand elle est en corrélation avec d'autres caractères dans un même groupe d'espèces. Dans certains genres le cycle staminal s'insère très exactement au bord du tube de la corolle; dans d'autres genres à l'intérieur du tube. Les filets sont courts ou longs. Ce sont des caractères de groupes d'espèces, c'est-à-dire de genres ou sections de genres. Les exceptions sont très rares où dans un même genre le verticille staminal est inséré à des hauteurs variables suivant les espèces; il y a là probablement aussi un fait évolutif à l'intérieur de ces genres exceptionnels; Baehni n'attache aucune importance à ce critère dont j'ai vérifié maintes fois la valeur taxonomique à l'échelon générique.

Conception également originale de Baehni en ce qui concerne ce qu'il appelle le calice double. Il est bien connu que les Mimusopoïdées et les Madhucoïdées ont un calice double, c'est-à-dire à deux verticilles très nettement séparés, à 2 + 2, 3 + 3, 4 |+4 sépales. Dans sa clé des genres, il range parmi les genres à calice double, les *Calocarpum* Pierre, *Pichonia*, *Malacantha*, *Omphalocarpum*, qui ont des calices à 5 sépales, et plusieurs bractées sous le calice. Ce sont des organisations du calice très différentes de celles des calices à deux nets verticilles superposés et indépendants. Question de définition! Peut être, mais cependant la distinction entre ces deux séries de calice est capitale pour la classification.

L'IRRÉGULARITÉ DE L'ORGANISATION FLORALE COMME CRITÈRE GÉNÉRIQUE

Dans une étude d'ensemble de la famille des Sapotacées on perçoit nettement une tendance évolutive générale à la réduction des pièces florales et des loges de l'ovaire. Il y a des groupements d'espèces où les nombres de pièces par verticilles floraux sont fixes; généralement la stabilité est achevée chez des fleurs tétramères ou — le plus souvent — pentamères. Mais dans certains groupements il y a des fleurs à structure irrégulière — en dehors des variations individuelles — c'est-à-dire quand l'irrégularité devient en quelque sorte la règle : diminution du nombre des pétales, associée à celle des étamines, du nombre des loges de l'ovaire, réduction puis disparition des appendices pétalaires. Nous nous arrêterons

Source : MNHN, Paris

d'abord à la considération du verticille des staminodes. Ce verticille quand il existe est toujours établi exactement au niveau de la soudure des lobes de la corolle. Il représente l'état, après réduction, d'un verticille d'étamines alternipétales, qui n'existe plus dans la famille à l'unique exception des genres monospécifiques *Murianthe* et *Muriaea* que nous considérons pour cela comme des genres archaïques. Ces staminodes sont en nombre égal à celui des pétales. Dans de nombreux genres, la réduction est faite, il n'y a plus de staminodes. Cette considération de la présence ou non de staminodes a une importance taxonomique capitale dans la famille que tout le monde reconnaît, y compris Baehni. Mais là où des divergences vont se manifester, c'est en ce qui concerne les espèces où le nombre des staminodes est très irrégulier. Ils sont alors généralement rudimentaires, quelquefois n'existent qu'à l'état de traces, ou encore disparaissent plus ou moins complètement. Ces espèces ont alors de 0 à 5 staminodes rudimentaires.

Baehni apporte une conception taxonomique nouvelle. Il estime opportun de créer des genres pour tous les groupements d'espèces où un caractère essentiel est instable. Il semble qu'il n'ait appliqué cette conception que pour ceux où la présence des staminodes est irrégulière. Il crée ainsi un genre *Abebaia* à 1-2 espèces, distrait du genre *Manilkara* simplement parce qu'elles ont de 0-6 staminodes. Nous ne gouvons accepter ce point de vue de doctrine et de nomenclature. L'instabilité peut être un caractère générique, mais il me semble arbitraire de créer un genre nouveau pour les espèces qui appartenant incontestablement à un certain genre, marquent une certaine irrégularité quant au nombre de certaines pièces. Ou alors on s'engagerait dans une multiplication des genres qui nous éloignerait d'une classification naturelle. En ce qui concerne les staminodes, il nous faudrait par exemple dédoubler de nombreux genres.

C'est ainsi que Baehni a déjà créé les genres : *Blabeia* pour une espèce néo-calédonienne, instable; *Ichthyophora* (staminodes 0) séparé de *Neoxythece* (staminodes 0-5); *Abebaia* (staminodes 0-6) coupé de *Manilkara* (6 staminodes). Nous n'admettons pas ces genres. Des erreurs ne peuvent manquer de se produire chez les espèces instables où il y a de 0-5 staminodes. Si l'analyse d'une fleur montre 5 staminodes l'espèce est rapportée à un genre; si les staminodes sont en nombre moindre ou nul, à un autre genre. Baehni lui-même est tombé dans le piège qui serait tendu aux botanistes à propos d'une espèce que nous appelons *Gambeya africana* en Afrique continentale, et d'une espèce très voisine de Madagascar, qui n'en est probablement pas distincte, mais qui jusqu'à présent en attendant une révision est encore appelée *Gambeya boivinianum*.

Il rapporte la première au genre *Planchonella*, notamment parce que le nombre des staminodes est variable, et la seconde au genre *Chrysophyllum* parce qu'elle ne montrerait aucun staminode. Voilà donc deux espèces qui sont très proches l'une de l'autre, à tel point qu'on pourrait les confondre en une seule, et qui sont nommées par Bahni respectivement. *Planchonella africana* et *Chrysophyllum boivinianum*.

Dans la clé des genres les trois divisions apparaissent plusieurs fois :

Source : MNHN, Paris

staminodes toujours présents, staminodes toujours absents, staminodes parfois présents. Nous ne pouvons accepter ce critère de classification à l'échelle des genres qui conduit à des dédoublements superflus de certains genres et à la création de genres également superflus. Un genre caractéristiquement à staminodes peut comprendre des espèces où les staminodes sont en régression en nombre et dimensions, marquant une tendance évolutive du genre, si toutes les espèces qui le constituent sont liées entre elles par un ensemble d'autres caractères qui en font un groupement naturel évident. De même, mais à l'inverse, un genre où les espèces sont typiquement dépourvues de staminodes peut comprendre des espèces où l'évolution n'étant pas achevée, quelques staminodes, souvent plus ou moins rudimentaires, apparaissent encore irrégulièrement, pourvu qu'un ensemble d'autres caractères réunisse toutes ces espèces. Bref la notion de groupes naturels qui peuvent comporter des limites floues, à cause de la réduction de certaines pièces, s'oppose à celle, rigide, d'une division en deux groupes, l'un où l'organisation florale serait fixe, et l'autre où les espèces marqueraient une tendance évolutive se manifestant dans la réduction irrégulière de certaines pièces florales.

Par exemple, pour nous *Gambeya*, genre habituellement sans staminodes, comprend des espèces où apparaissent parfois des staminodes rudimentaires, mais *Gambeya* ainsi compris est un groupe naturel si l'on considère l'ensemble de ses caractères essentiels. Baehni le disloque entre *Malacantha*, *Planchonella* et *Chrysophyllum*.

Pachystela se dédouble en *Pachystela* vrai (staminodes irréguliers) et *Amorphospermum* (staminodes o).

Neoxythece disparaît et se décompose en *Planchonella* (staminodes irréguliers) et un nouveau genre *Ichtyophora* (staminodes réguliers).

Nous nous arrêtons ici, car il faudrait reprendre toute la classification des Sapotacées bouleversée par Baehni, et nous n'avons eu l'intention dans cet article que de demeurer sur le plan des conceptions.

Au sujet du nombre des loges de l'ovaire, nous avons dans notre monographie insisté sur cette évolution qui, très nette, chez les Sapotacées américaines tend à la réduction du nombre des loges. Curieusement elle ne se manifeste pas chez les Sapotacées africaines, asiatiques (exc. *Monotheca*, *Sarcosperma*) et océaniennes. Baehni la constate aussi mais n'en tient compte que lorsqu'elle est complètement achevée, chez *Diploon* américain et *Monotheca* asiatique à une seule loge. Or il y a de nombreux genres américains où le stade évolutif vers la réduction est stabilisé à 2-3 loges. Nous en avons cité de nombreux exemples caractéristiques des genres.

Il ne reconnaît pas non plus les genres où le nombre stable des loges de l'ovaire est inhabituel dans la famille, par exemple de 8 *(Breviea, Aubregrinia)* de 10 *(Wildemaniodoxa)*, chez les Sidéroxyloïdées.

Dans les *Pouteria* — tels qu'il les conserve — il ne fait pas de distinction entre le type habituel du genre à 4-5 loges ovariennes et les espèces où le nombre est constamment de l'ordre de 8-12.

Source : MNHN, Paris

Il nous faut écourter notre analyse, déjà longue. Comment conclure autrement qu'en regrettant que l'esprit de système, nécessaire par nature même chez les systématiciens, mais d'une application trop rigide chez BAEHNI, n'ait pas été tempéré par une certaine conception et une certaine compréhension des groupes naturels qui apparaissent cependant d'une étude générale de la famille à l'échelle mondiale. Cette nouvelle classification de BAEHNI ne marque certainement — à mon avis — aucun progrès sur celle qu'il avait esquissée il y a un peu plus de vingt années. A l'attention des lecteurs du texte posthume, signalons enfin de nombreuses erreurs que l'auteur aurait certainement corrigées s'il avait pu lire les épreuves. Par exemple dans la clé des genres, il faut intervertir la place des genres *Sideroxylon* et *Monotheca*, *Mastichodendron* et *Argania*, *Cynodendron* et *Diploon*.

Source : MNHN, Paris

THE LIFE ZONE SYSTEM

by L. R. Holdridge
(Tropical Science Center, San José, Costa Rica.)

Mr. Holdridge m'a envoyé en réponse à mon article : « Conceptions modernes en bioclimatologie et classification des formations végétales » (**Adansonia 5**,3 : 1963) la note suivante en me demandant de la publier dans *Adansonia*, ce que je fais bien volontiers. J'aurai d'autres occasions de revenir plus tard sur un sujet qui est de toute première importance pour l'écologie des régions tropicales.

A. Aubréville

∴

On pages 297-306 of Fascicule 3, Tome V of the journal *Adansonia*, Prof. A. Aubréville has published a discussion of both the potential evapotranspiration concept of C. V. Thornthwaite and my life zone, bioecological classification system. Relative to the latter, I have put together the following notes to clarify some of the specific questions raised.

The life zones of my system as defined in precise numerical ranges of mean annual precipitation, mean annual biotemperature and potential evapotranspiration ratio on the chart are only first order divisions of the climates and vegetational groupings on the land areas of our planet.

The chart, originally published in 1947, was constructed mainly on the basis of preceding experience and publications of many ecologists, climatologists, botanists, pedologists and other scientists with some contribution from my own findings in the tropics. Since the chart was first assembled with only temperature and precipitation values, my particular contributions were the use of a new value, that of *biotemperature*, for showing temperature relations, the finding that significant guide lines of biotemperature and precipitation should be spaced in accordance with logarithmically increasing values and the arrangement of a set of hexagons, as determined by the guide lines, so as to define natural units in the field as well as clearly show their climatic relationships to other life zones.

Although the chart is presented in two dimensions, it actually represents a threedimensional figure, an important aspect not mentioned by M. Aubréville. At higher elevations the biotemperature and precipitation values are the same as those for life zones of cooler latitudinal regions

Source : MNHN, Paris

but are different primarily because of distinctive annual ranges of temperature. These upper altitudinal life zones are indicated by placing both the life zone, latitudinal region and altitudinal belt names before the life zone, as for example: Tropical Montane Wet Forest Life Zone. For such upper belts, the region may be determined by calculation of the corresponding sea-level biotemperature from the local adiabatic rate of temperature change with altitude.

Previously, I had supposed that a satisfactory mean annual biotemperature could be obtained by eliminating below 0° C. temperatures and thus obtaining a mean annual average of the positive Celsius temperatures only. More recent investigations within the tropics have shown clearly that above 30° C. temperatures must also be eliminated or discounted heavily in the calculation of the mean annual biotemperature. We are exploring this aspect of temperature with plant physiologists who have in the past found some indication of a drop in net photosynthesis above about 30° C. The new formula for biotemperature will provide a satisfactory separation of the Subtropical region, or outer tropics, from the Tropical Region, or inner tropics.

Following development of the chart from precipitation and biotemperature values alone it was reasoned that the third set of coordinates must reprensent the interaction of the other two guide line coordinates, the result of which could only be humidity or moisture. Study of pedological literature indicated that the value which offered the best fit for representation of humidity was that of the potential evapotranspiration ratio of THORNTHWAITE.

In spite of whatever may be said about THORNTHWAITE's method of calculation of potential evapotranspiration or his own attempted application of the same to regional classification, Thornthwaite did make an extremely valuable contribution to climatology and ecology with his concept of potential evapotranspiration. Evolution has molded the elements of the natural vegetation at any point on the world to not only thrive under the existing temperature conditions, but also to be in complete adjustment with the relation of the actual precipitation to the potential evapotranspiration at that temperature, and in accordance with the moisture holding capacity of the soil and the local atmospheric conditions.

Thus, in the semi-arid province, potential evapotranspiration varies from 2 to 4 times the precipitation. The natural vegetation has evolved to withstand drought conditions of several months. The experience of BEGUÉ, which M. AUBRÉVILLE cites of transplanting elements of such a vegetation to an area with a potential evapotranspiration ratio of 5 to 1 resulted in death or poor growth of the plants. The results do not appear to detract from the concept of potential evapotranspiration, as it should be interpreted, but rather seem to confirm the natural significance of humidily provinces and life zones.

As mentioned earlier, the life zones are only first order natural divisions of vegetation. These divisions may be recognized in the field

Source : MNHN, Paris

by one who has conscientiously applied himself to learning the life zone system. However, the vegetation of each life zone comprises a number of distinct vegetation associations, which make up the second order level of the life zone system. Finally, the actual successional stage of an association or any type of land-use which man is applying to a portion of an association area constitutes the third level division or that of the actual status of the vegetation.

Although he has mentioned the association level in a footnote on page 305, Prof. AUBRÉVILLE has admitted that he does not understand what I mean by atmospheric associations. Actually, I define 4 types of associations. The climatic association is the one association in each life zone with a zonal soil and zonal climate. By the latter, is meant a normal rainfall distribution in relation to the total precipitation and without any special atmospheric conditions. The name of the climatic association is inserted in each hexagon of the chart.

The atmospheric associations, which may comprise several for each life zone, are those which are significantly different from the climatic association due to additional azonal modifications in climate such as strong winds, abundant mists, or pronounced variation in the seasonal precipitation pattern. On the semantic level one may object to the term "Atmospheric". This was selected primarily because the distinctive vegetations are often due to local atmospheric conditions, as well as to purposely differentiate such climatic features from the global climatic factors of biotemperature, mean annual precipitation and humidity.

Edaphic associations are those which are significantly different from the climatic due to topography, drainage, parent material, age or the like, which latter have given rise to intrazonal or azonal soils. One may find, to be sure, associations which are edapho-atmospheric due to a combination of factors, such as a beach thicket on a sandy soil subject to strong and often salt-laden breezes.

There are, in addition, hydric associations where the soil is covered with water for all or most of the year. However, these are usually not considered in the mapping of land vegetation.

Based on the previous explanation of associations, it should be apparent that to some extent Prof. AUBRÉVILLE has confused life zones with associations and even with third order divisions. Thus, his statements that there are three dense forests with an annual precipitation of from 1500 to 1800 mm and areas with more than 2000 mm where forests no longer exist are perfectly compatible with the life zone system. As a matter of fact, we have at least 6 different forest associations in Costa Rica within the Tropical Dry Forest Life Zone, within approximately the 1500 to 1800 mm range. These are edaphic associations which can readily be explained by soil or drainage conditions and can all be readily recognized as belonging to the Tropical Dry Forest Life Zone. We also have many areas in Tropical America with over 2000 mm of precipitation where forests no longer exist, but these are obviously third category divisions due to land use practices.

Source : MNHN, Paris

The life zone concept can be of real value for both orientation and explanation. The wide range in associations within a life zone ranging from those on excessively drained soils with an extended dry season to those on fertile soils with a raised water table and with an extended wet season may be confusing to the person who does not understand the first order category of the life zones. On the other hand, with the knowledge that these are all within one life zone, the effects of the second order factors are readily apparent and explicable.

Stand height, number of tree species per unit area and relative abundance of palms are some of the characters which differentiate comparable association vegetations of the several life zones which are often grouped together as the "Tropical Rain Forest". Indigenous peoples and native agriculturalists also demonstrate in their patterns of land use an acknowledgement of the differences between the several life zones which, surprisingly, are considered by many ecologists to comprise only one vegetation or climatic unit. The chart differentiates nine life zones within the "Tropical Rain Forest". They are the low elevation Moist, Wet and Rain Forest Life Zones of both the Subtropical and Tropical regions plus the three life zones of the same humidity provinces in the Premontane altitudinal belt of the Tropical region. An examination of the chart should clearly indicate that such divisions are only logical extensions into the tropics of the humidity province divisions generally accepted by ecologists in the more adequately studied temperate zone regions. Although such a division of the "Tropical Rain Forest" was made with some trepidation at first, because it disagreed with genereal ecological literature, subsequent detached observations in the field have borne out the soundness of the division into nine life zones.

Although species groupings are helpful locally in demarcating life zones and associations, the system is basically physiognomic. This permits comparisons and relations on a world-wide basis regardless of biogeographical regions with their essentially distinct taxonomic groupings. Personal experience in Southeastern Asia and Tropical Africa has shown me that it is just as easy to recognize the natural life zone units in those regions as in the Americas.

Both life zones and associations within the former may be separated on a physiognomic basis. However, with only a limited number of workers, we admittedly have not had the facilities to provide objective physiognomic measures to cover the life zones of the world. The subjectivity in mapping life zones where adequate climatic data is not available is analogous to the recognition of the family in plant taxonomy from plant material without fruits or flowers.

Both the life zones and plant families are natural units defined in the former by climatic ranges and in the latter by flower and fruit characters. In each case experience usually permits subjective identification even when the objective characters for exact classification are not available. A lack of ability by many workers to make such subjective identifications in either of the two fields should not be considered a sound basis for

Source : MNHN, Paris

criticism of the objectively defined natural divisions of either the plant family or the life zone,

In the preceding, I have attempted to clarify without going into any great detail that the life zone system does not ignore any of the factors which affect vegetation. These are all taken into account in the three-level categories of classification. If M. AUBRÉVILLE choses to judge the life zone system on the basis of the chart for the first order categories alone, that is his privilege, but it is hardly a just appraisal of the total system. If ecology is to progress as it should to a precise science, we must advance beyond opinions alone and discuss evaluations based on measurements of vegetation correlated with climatic and pedologic data.

As for mapping, I am in complete agreement with Prof. AUBRÉVILLE that it would be most desirable to have maps showing vegetation distribution down to the third category or that of actual conditions. However, economics is still a controlling factor and one can only proceed to that maping level for which support is available. Under the circumstances, a first-category or life zone map helps considerably in showing the value of ecological classification, assists in planning and carrying out comparative research and should help to stimulate the sponsorship of the highly desireable but much more expensive second-and third-category mapping programs.

San José
Costa Rica.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE PHYTOGÉOGRAPHIQUE DU CAMEROUN

par R. Letouzey

Notre travail, ci-aprés analysé [1], s'inscrit dans le cadre général d'une contribution à la connaissance des groupements végétaux et de la flore du territoire politique de la République fédérale du Cameroun.

Cette contribution repose entre autres sur l'élaboration d'une carte du tapis végétal au 1/1 000 000e, suivant les principes du Professeur H. Gaussen; cette œuvre ne peut être que de longue haleine car elle doit en définitive intéresser un territoire de 475 000 km², soit l'équivalent des 4/5e de la superficie de la France.

La connaissance que nous avons actuellement des groupements végétaux et de la flore du Cameroun, basée sur les travaux de nos prédécesseurs et sur ceux que nous avons pu aborder pendant près de 20 ans de présence plus ou moins continue dans ce territoire, mais seulement depuis 6 ans uniquement consacrée à la botanique sous la bienveillante direction de Mr. le Professeur J. L. Trochain, nous permettent de tracer une première esquisse du sujet en cause.

En dehors de l'œuvre accomplie antérieurement par divers botanistes et phytogéographes, œuvre sur laquelle nous sommes amené à donner d'amples détails, notre travail, d'une manière plus précise, a porté sur les points suivants :

— De 1945 à 1948 nous avons séjourné dans la région montagneuse de l'Ouest Cameroun et pris contact avec la végétation de cette région; ce n'est cependant qu'en 1962 que nous avons fait l'ascension du mont Cameroun.

— De 1950 à 1951, à l'occasion d'études forestières sur diverses espèces arborescentes de Légumineuses, nous avons parcouru la zone qui, de Mbanga à Eséka et Kribi, s'étend en arc de cercle autour de Douala.

— Entre 1955 et 1958, une attention particulière a été portée par nous sur la forêt de la zone littorale.

— De même en 1964, nous avons pu consacrer quelque temps à la zone camerounaise située entre la Bénoué et le lac Tchad.

Mais en dehors des points ci-dessus, de 1945 à 1958, notre activité essentielle dans l'Administration forestière nous a amené à parcourir

1. Doit faire l'objet d'une Thèse de Doctorat d'État ès sciences naturelles à soutenir en 1966 devant la Faculté des Sciences de l'Université de Toulouse (Manuscrit enregistré au Centre de documentation du CNRS sous n° 418).

Source : MNHN, Paris

pratiquement tout le Cameroun, du lac Tchad à l'Atlantique et aux rives de la Sangha.

Les modifications politiques et administratives survenues alors nous ont permis, à partir de 1959, de consacrer toute notre activité à une étude phytogéographique détaillée de la région camerounaise dite du Sud-Est que nous connaissions peut-être le moins jusqu'alors; de proche en proche cette prospection nous a conduit vers le Nord jusque sur le plateau de l'Adamaoua.

Ces activités se sont manifestées par le parcours systématique de ces régions, par la réalisation de 12 maquettes schématiques de cartes au 1/200 000e devant permettre ultérieurement l'élaboration pour la zone intéressée de la carte synthétique au 1/1 000 000e sus-visée.

Cette étude régionale, sur le Sud-Est et l'Adamaoua, englobait à la fin de 1964, un territoire limité par les 3e et 7e degrés de latitude Nord, à l'Ouest par le méridien 12° Est et à l'Est par la frontière politique du Cameroun et de la République Centrafricaine; ce territoire couvre au total quelques 125 000 km². Son étude phytogéographique nous a permis de relier d'une manière suivie nos connaissances sur les groupements végétaux et la flore de l'ensemble de la République fédérale du Cameroun.

Un point important sur lequel nous désirons attirer l'attention est celui de l'échelle de travail à laquelle nous situons notre étude : il s'agit pour nous de préciser, en un temps nécessairement limité, les grandes lignes phytogéographiques d'un vaste territoire et non pas de l'étude détaillée, voire phytosociologique, de zones phytogéographiques étroitement localisées.

En dehors d'un exposé schématique, que nous pourrions qualifier de classique, sur le cadre général phytogéographique du Cameroun en son ensemble et tel que nous le concevons à présent dans l'état actuel de nos recherches, nous serons amené à préciser divers points qui nous paraissent plus originaux et qui concernent :

— la division du massif de forêt dense humide camerounaise en trois grandes unités (forêt biafréenne, forêt congolaise, forêt semi-décidue);

— l'origine et l'évolution de la forêt dite littorale;

— la signification possible de la zone de savanes périforestières et l'incontestable extension actuelle de recrus forestiers sur ces savanes;

— l'existence d'une limite floristique nette entre région congo-guinéenne et soudano-zambézienne;

— les caractères du plateau de l'Adamaoua;

— les divers groupements des régions sahéliennes;

— la répartition des formations végétales d'altitude.

Nous aurons en outre l'occasion de présenter d'une manière particulière quelques points de détail intéressant aussi bien la phytogéographie (forêt marécageuse du haut Nyong, forêt sempervirente à *Gilbertiodendron dewevrei*, raphiales, rôneraies...), que la floristique (rives du haut Dja, inselbergs, prairies sur schistes en forêt ou sur cuirasses en forêt ou en savane, prairies marécageuses en forêt, groupements des zones soudanienne et sahélienne...), que la paléobotanique ou l'ethnobota-

Source : MNHN, Paris

nique (entre autres sujets, celui des dénominations pygmées qui constitue une contribution particulière à la linguistique africaine et fait l'objet d'un travail séparé), etc...

Des lacunes subsistent encore dans notre étude, en particulier nous n'avons pas exploré la lisière méridionale du Cameroun au-dessous du 3e parallèle vers l'Est, le Cameroun occidental (ex-britannique), certains massifs montagneux...

Notre connaissance de la flore est encore bien imparfaite et si, conjointement à notre travail phytogéographique, nous participons à la récolte d'échantillons botaniques sur le terrain destinés aux Herbiers de Paris et de Yaoundé, ainsi qu'à l'élaboration d'une « Flore du Cameroun » au sein du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum national d'histoire naturelle, nous regrettons bien souvent nos insuffisances dans ce domaine, même lorsqu'elles ne se doublent pas de difficultés taxinomiques, fréquentes en ce qui concerne le Cameroun.

Notre travail s'efforce donc de faire le point actuel des connaissances relatives à la phytogéographie de la République fédérale du Cameroun; malgré les imperfections de nos travaux et de nos recherches nous pensons que nos résultats pourront offrir des points de repère, voire des vues nouvelles, à ceux qui s'intéressent ou s'intéresseront aux mêmes sujets.

*
* *

Après des exposés concernant l'orohydrographie, la géologie envisagée sous l'angle tectonique, la pédologie étudiée suivant les normes de l'école française tropicale et qui laisse apparaître, d'une manière générale, une grande indépendance entre sols et formations végétales, un chapitre est réservé à la paléobotanique. Les connaissances en ce domaine restent embryonnaires ou peu précises; des tentatives d'analyse pollinique de sédiments subfossiles n'ont apporté aucun élément positif au sujet de la végétation quaternaire antérieure; les possibilités de cette discipline restent inexplorées.

Un canevas climatologique fournit les éléments météorologiques concernant température, pluie et humidité; les variations de ces divers facteurs en fonction de la latitude, de la continentalité et de l'altitude font l'objet d'un examen critique; parmi les classifications climatologiques proposées pour le Cameroun, celle de Génieux correspond le mieux aux grandes lignes de différenciation de la végétation camerounaise, mais ne les justifie pas toutes; l'emploi d'indices climatologiques caractéristiques est examiné mais la corrélation la plus satisfaisante résulte de la comparaison des facteurs pluie et sécheresse, tels qu'exprimés par les courbes ombrothermiques de Bagnouls et Caussen; des anomalies bioclimatologiques (Akonolinga, Batouri) sont signalées au passage.

Un chapitre important concerne les facteurs biodynamiques agissant sur la flore et la végétation, envisagés dans leur action spécifiquement camerounaise : migrations, déplacements et fixations de population,

Source : MNHN, Paris

cultures, élevage et feux. La liste schématique des produits végétaux utilisés en économie domestique est suivie d'une étude des répercussions de l'exploitation industrielle de certains produits, bois en particulier quelques notes ont rapport enfin aux plantes commensales de l'homme. Une bibliographie commentée de 100 titres fournit un inventaire des utilisations ou des études effectuées concernant des végétaux camerounais depuis près d'un siècle.

Le rassemblement progressif du matériel d'herbier originaire du Cameroun fait l'objet d'un exposé historique; une liste de 300 collecteurs comporte l'indication des renseignements qui ont pu être recueillis à ce jour pour chacun d'eux. Les progrès de la connaissance phytogéographique du Cameroun se référent essentiellement aux travaux d'Engler et de Jacques-Félix, de Trochain et Pitot, de J. Lebrun; un tableau final s'efforce de présenter sous une forme synthétique les caractères physionomiques et floristiques propres aux divers groupements végétaux rencontrés, c'est-à-dire qu'il cherche à mettre en cause simultanément facteurs écologiques présents, passé paléobotanique et flores actuelles, évolution possible.

* * *

La seconde partie de ce travail concerne le massif de forêt dense humide méridional. Son étude repose sur des prospections dont les techniques sont exposées en quelques paragraphes. Elles tiennent compte des surfaces à parcourir et des moyens matériels utilisables et font aussi appel à l'interprétation de photographies aériennes au 1/50 000e : ces techniques ressortent beaucoup plus du domaine de la reconnaissance détaillée, telle que définie par Cain et De Oliveira Castro, que de la phytosociologie. Le massif est divisé en trois grandes unités envisagées chacune sous l'angle de sa localisation géographique, des conditions écologiques qui l'influencent, de sa composition floristique, l'aspect physionomique qualitatif étant en général délaissé car s'intégrant à des conceptions classiques.

1° La forêt biafréenne englobe le pourtour de la baie de Biafra et peut être caractérisée comme une forêt dense humide sempervirente à Césalpiniacées; ces dernières, souvent grégaires, sont citées. La découverte historique de cette forêt conduit à quelques comparaisons quantitatives, d'ordre physionomique, avec des inventaires plus récents effectués dans la région de Yabassi. Le recensement floristique exhaustif de cette forêt biafréenne est encore à faire.

La zone littorale proprement dite est caractérisée par une forêt biafréenne de type spécial, dite « forêt littorale à *Sacoglottis gabonensis* et *Lophira alata* »; celle-ci a déjà fait l'objet de publications spéciales (Letouzey, 1957, 1960). L'aspect primaire de cette forêt et l'abondance exceptionnelle de la seconde espèce sont des faits notables qui ont incité à en rechercher les causes. Une étude floristique des strates ligneuses et

Source : MNHN, Paris

une analyse statistique ont permis de mettre en évidence la répartition suivant une courbe de Gauss des tiges de *Lophira alata*; conditions de régénération de cette espèce et données ethnographiques (récits historiques, traces d'occupation humaine, charbon de bois et poteries enterrées) conduisent à considérer *Lophira alata* comme un intrus dans une « forêt archaïque à affinités sud-américaines », cette conception s'appuyant en particulier sur la répartition de Malpighiales et de Myrtales; l'intrusion, justifiée encore par des considérations phénologiques, se serait faite à la faveur de défrichements culturaux aux siècles antérieurs, et peut-être de modifications climatologiques mal perçues et élucidées.

Des comparaisons floristiques avec Nigéria et Gabon conduisent à individualiser un domaine floristique nigéro-camerouno-gabonais, dont les limites sont précisées. Il est essentiellement représenté par cette forêt biafréenne à Césalpiniacées; ce bastion forestier, vraisemblablement peu affecté par les fluctuations climatiques quaternaires, est fortement entamé à l'heure actuelle par les déprédations humaines.

2° La forêt congolaise (terme provisoire), forêt dense humide sempervirente est localisée dans le bassin du Dja et dans les zones voisines des bassins de la Boumba et de la Sangha où les Césalpiniacées se raréfient; la présence de nombreux peuplements relictuels de *Gilberliodendron dewevrei*, dont une carte est donnée, justifie aussi un rapprochement phytogéographique entre Cameroun et Congo que des données floristiques encore trop fragmentaires ne peuvent actuellement préciser, bien que certaines espèces citées paraissent fort caractéristiques. L'existence actuelle, et sans doute la persistance au cours des temps, de cette forêt congolaise est liée en grande partie à celle de sols argileux reposant sur des schistes chloriteux, des micaschistes ou des roches mélanocrates, avec abondance exceptionnelle de « rotins » sur sols à nappe phréatique rapprochée. L'absence actuelle et passée de populations en cette forêt congolaise incite à présenter la « forêt primaire » comme un milieu où alternent trouées broussailleuses et « belle forêt », conception applicable aussi à la forêt semi-décidue et rejoignant celle de Jones, de Lebrun et Gilbert. Quelques notes floristiques relatives à des zones soumises à l'influence humaine contemporaine s'opposent à plusieurs relevés effectués en forêt intacte; ces relevés sont présentés sous forme de cinq tableaux, à la fois qualitatifs et quantitatifs, ou sous forme de cheminements estimatifs. La présence de taches de *Baillonella toxisperma* en voie de disparition conduit à formuler des hypothèses sur la « désintégration » actuelle de la forêt congolaise, sur sa périphérie tout au moins, peut-être sous l'influence de modifications récentes du régime hydrostatique.

3° La forêt dense humide semi-décidue, caractérisée par la dominance des Sterculiacées et des Ulmacées, présente un pouvoir d'expansion fort net, tant vers le Sud que vers le Nord, bien souvent grâce à l'action de l'homme mais aussi par suite de la destruction spontanée des forêts biafréenne et congolaise sur leurs limites septentrionales. L'exis-

Source : MNHN, Paris

tence de « noyaux de forêt primitive » à affinités sempervirentes au sein de cette forêt semi-décidue paraît être le témoignage des variations paléoclimatiques quaternaires.

Le centre de dispersion de cette forêt à Sterculiacées et Ulmacées doit être recherché dans une frange septentrionale ancienne de la forêt dense humide, car aucune autre hypothèse ne permettrait de comprendre l'existence actuelle de cette forêt semi-décidue. Cette dernière est caractérisée, en dehors de sa strate arborescente supérieure, par des espèces grégaires particulières à la strate arborescente inférieure, par la présence de diverses espèces dans le sous-bois, entre autres d'Acanthacées... Douze relevés, sous forme de tableaux qualitatifs et quantitatifs, et divers cheminements estimatifs donnent idée de la physionomie et de la composition floristique de cette forêt semi-décidue à Sterculiacées et Ulmacées; quatre autres relevés concernent spécialement la limite forêt congolaise / forêt semi-décidue.

La présence d'une « forêt clairsemée à strate inférieure de Marantacées » dans la région de Yokadouma, analysée en deux tableaux, conduit à des rapprochements avec les « forêts claires » signalées au Congo français; ces dernières sont considérées comme résultant de l'afforestation de savanes alignées autrefois dans le massif forestier centro-africain, schématiquement au long du 15e méridien; ceci pourrait à nouveau être en relation avec des fluctuations du régime hydrostatique local, liées aux variations climatologiques.

Une individualisation floristique de la limite septentrionale de la forêt semi-décidue à Sterculiacées et Ulmacées paraît possible, tout comme en d'autres territoires d'Afrique occidentale; une attention particulière est portée à l'extension, très générale au Cameroun, au moins en l'absence temporaire de feux, de vastes recrus forestiers, souvent à *Xylopia æthiopica*, sur des savanes périforestières; l'examen de photographies aériennes et les observations sur le terrain confirment l'importance actuelle de ce phénomène.

Les milieux écologiques particuliers en forêt dense humide sont traités avec plus ou moins de détails physionomiques et floristiques et concernent :

— la mangrove qui fait seulement l'objet de rapprochements possibles avec la mangrove des territoires voisins;

— les fourrés arbustifs sur cordons littoraux sabonneux, de faible extension;

— les raphiales marécageuses à *Raphia monbuttorum* et les raphiales ripicoles à *Raphia hookeri* sur lesquelles des aperçus floristiques sont donnés;

— les groupements forestiers marécageux ou périodiquement inondés ou inondables et ripicoles divers, sommairement caractérisés;

— la forêt marécageuse du haut Nyong à *Sterculia subviolacea*, formation à caractère relictuel qui devra faire l'objet de recherches floristiques plus approfondies;

Source : MNHN, Paris

— la forêt dense humide sempervirente à *Gilberliodendron dewevrei* dont l'extension au Cameroun restait à ce jour mal connue; certains îlots sont en voie de disparition et ce problème rejoint celui du *Baillonella loxisperma* ci-dessus évoqué;

— la forêt inondée de la Sangha localisée en fait sur de très faibles superficies;

— les prairies aquatiques du haut Nyong à *Echinochloa pyramidalis* mentionnées succinctement, ainsi que les prairies périodiquement inondées intraforestières;

— les prairies marécageuses intraforestières à *Cyclosorus striatus* et *Mariscus pseudopilosus* spéciales à la région de Batouri;

— les prairies sur cuirasses ferrugineuses intraforestières à *Bulbostylis laniceps* de la région de Yokadouma et les prairies sur schistes chloriteux de la forêt congolaise, antérieurement décrites par Mildbraed, et dont l'étude apporte quelques compléments physionomiques et floristiques;

— les groupements saxicoles intraforestiers non étudiés et signalés pour mémoire.

Les savanes périforestières guinéo-soudaniennes, dans la zone de destruction récente de la forêt semi-décidue par l'homme, sur sa lisière septentrionale, présentent l'aspect de savanes herbeuses à *Penniselum purpureum* puis de savanes herbeuses à *Imperata cylindrica;* le rôle des termites *(Bellicositermes rex)* est mis en évidence dans ce processus de savanisation mais l'existence de vastes savanes à *Imperata cylindrica* soulève des problèmes non résolus quant à leur origine, anthropique ou paléoclimatique. Plus loin, vers le Nord, les savanes périforestières s'enrichissent en *Hyparrhenia* du groupe *rufa* et en arbustes d'apport tels *Annona senegalensis* et *Bridelia ferruginea*, puis *Terminalia glaucescens.*

Les milieux particuliers de la zone des savanes périforestières font l'objet de quelques notes en ce qui concerne les prairies marécageuses ou inondables; une étude floristique plus détaillée se rapporte aux groupements saxicoles (*sensu lato*) spécialement abondants en cette zone; enfin est abordée la répartition de *Borassus æthiopum* au Cameroun ainsi que la physionomie de diverses rôneraies.

***

La région floristique soudano-zambézienne est représentée vers le Sud par les savanes arbustives et arborées à *Daniellia oliveri* et *Lophira lanceolata* du plateau de l'Adamaoua, assez bien délimité géographiquement. La physionomie de ces savanes est très affectée par les cultures de manioc des populations baya et par la vaîne pâture de nombreux troupeaux de bovins accompagnée de feux annuels du tapis herbacé. Ces savanes sont considérées comme appartenant au secteur soudano-guinéen, classification justifiée par la présence de l'homme en temps que facteur écologique dont on ne peut s'abstraire. La limite floristique

Source : MNHN, Paris

méridionale de ces savanes coïncide curieusement avec l'altitude de 800 m, au niveau approximatif des 5e ou 6e parallèles.

L'étude floristique de l'Adamaoua porte pour partie sur la strate ligneuse, avec une différenciation vraisemblable entre l'Est et l'Ouest, avec des fourrés arbustifs d'origine pastorale et non primitive, avec de petits peuplements de *Samanea leptophylla* dont la provenance et le devenir sont étudiés, avec des savanes boisées à *Burkea africana* que l'on retrouve en République Centrafricaine, avec des peuplements d'*Oxylenanthera abyssinica* qui existent au Sud comme au Nord de l'Adamaoua. Le tapis herbacé de ces savanes est essentiellement conditionné par l'intensité du pâturage et les quatre degrés physionomiques schématiquement reconnus sont illustrés par des relevés floristiques donnant un aperçu de la flore non ligneuse de l'Adamaoua.

Une place à part est faite aux prairies marécageuses et aux prairies périodiquement inondées, sommairement caractérisées, alors que les prairies sur cuirasses ferrugineuses, fort importantes vers Tibati, Bagodo et Meïganga, sont étudiées beaucoup plus en détail, physionomiquement et floristiquement, puis comparées aux « bowé » et « lakéré » d'Afrique occidentale et centrale; les groupements saxicoles de l'Adamaoua sont nettement moins différenciés que ceux des savanes périforestières. Les vallons forestiers encaissés qui sillonnent le plateau de l'Adamaoua sont décrits physionomiquement et floristiquement; l'hypothèse avancée est qu'ils représentent la trace d'un abaissement brutal de certains niveaux de base de cours d'eau et que la végétation forestière qu'ils renferment correspond à la végétation primitive du plateau de l'Adamaoua; certains replats de ces vallons sont occupés par des syzygeraies.

Les savanes boisées, voire forêts claires sèches du bassin camerounais de la Bénoué, appartiennent à deux secteurs floristiques : 1) sur les pentes de la falaise septentrionale de l'Adamaoua et presque jusqu'à la Bénoué à Garoua, des formations grégaires à *Isoberlinia doka* et *I. tomentosa*, *Monotes kerstingii*, *Uapaca togoensis*, représentant le secteur médio-soudanien; 2) au Nord de la Bénoué, des savanes et forêts à *Boswellia odorata*, *Sclerocarya birrea*, *Prosopis africana*.... représentant le secteur soudano-sahélien, les deux secteurs se caractérisant en outre par des faciès de dégradation à *Combretum*, *Terminalia*, *Anogeissus leiocarpus*... et par l'enrichissement progressif en épineux vers le Nord au-delà de Garoua.

Pour le premier secteur, seul l'effondrement de la Mbéré, au Nord-Est de Meïganga, est étudié avec quelques détails. La prospection des collines gréseuses du Tinguelin au Nord de Garoua n'a pas encore permis de mettre en évidence des espèces caractéristiques de ce substrat particulier, la présence de l'homme venant en outre perturber ce milieu naturel. La limite septentrionale de la zone soudanienne, au pied des monts Mandara et de Guider à Bongor par Kaélé, est très influencée par des avancées de flore épineuse sahélienne.

Le domaine sahélien, représenté au Cameroun par le seul secteur sahélo-soudanien, est fortement diversifié, quant à ses groupements végétaux,

Source : MNHN, Paris

par des phénomènes physiographiques, hydrographiques et biodynamiques. La végétation des sols halomorphes exondés (« hardé ») et pâturés est aisément caractérisé par des espèces ligneuses ou herbacées; l'évolution de cette végétation, après une protection de 30 ans, a pu être suivie dans la réserve forestière de Gokoro, mais il est difficile de définir la ligne directrice de cette évolution. Une place à part est faite à la végétation des collines rocheuses des alentours de Maroua qui représente certainement un stock floristique primitif. Les plantes commensales des villages sur les îlots de terres actuellement exondées au Sud du lac Tchad sont citées.

Les zones d'inondation sont soumises à de complexes phénomènes hydrographiques et les substrats pédologiques modèlent encore ces influences. Les zones d'inondation superficielle sont représentées par des argiles calcimorphes (« karal ») boisées de peuplements d'*Acacia seyal;* déboisées par la main de l'homme elles sont alors envahies par une végétation postculturale dont un échantillon floristique est donné. Les zones de haute et durable inondation sont constituées essentiellement par des prairies graminéennes (« yaéré ») où dominent *Echinochloa pyramidalis*, *Veliveria nigritana*, *Oryza spp*, *Hyparrhenia rufa* accompagnées d'un cortège d'autres Graminées ou Cypéracées, de plantes herbacées caractéristiques et d'une flore aquatique éphémère. Les bosquets et rideaux forestiers rivulaires à *Mitragyna inermis* font l'objet d'un relevé floristique; un aperçu est enfin donné sur les îles flottantes du lac Tchad.

*
* *

La diversité des massifs montagneux camerounais, échelonnés en latitude, ne s'élevant qu'à 3 000 m à l'exception du mont Cameroun qui atteint 4 070 m, fort variés au point de vue géologique, souvent très affectés quant à leur végétation par la présence de l'homme, plus ou moins connus au point de vue floristique, rend difficile toute étude synthétique des formations végétales d'altitude. Le chapitre comporte donc l'étude successive des divers massifs et cette étude s'efforce de faire le point des connaissances s'y rapportant.

Les monts Mandara qui culminent à 1 442 m au Sud-Ouest du lac Tchad, densément peuplés et très cultivés, présentent cependant une végétation soudanienne primitive sur des plateaux déserts, un cortège de plantes de jachères caractéristiques et surtout une végétation montagnarde, avec des peuplements d'*Olea hochstetteri* et autres orophytes, dont plusieurs d'origine est-africaine, parmi les chaos rocheux sommitaux; un relevé floristique, étagé en altitude sur plusieurs centaines de mètres, donne un aperçu général de la végétation de ces montagnes.

Les monts Alantika et les monts de Poli, pratiquement ignorés, offrent l'occasion cependant d'une digression sur *Podocarpus milanjianus*. Les massifs surplombant le plateau de l'Adamaoua sont en général mal connus, spécialement le tchabal Mbabo.

Les montagnes du quadrilatère Kumbo, Foumban, Dschang, Ba-

Source : MNHN, Paris

menda, très pâturées ou garnies de paysages domestiqués par l'homme, pays bamiléké en particulier, sont mieux étudiées; les monts Oku et Bamboutos, atteignant 3 000 et 2 740 m, et les sommets voisins ont fait l'objet de plusieurs écrits par LEDERMANN, ENGLER, PORTÈRES, JACQUES-FÉLIX, LETOUZEY, KEAY, BRUNT. L'étagement de la végétation est très analogue à celui rencontré au mont Cameroun mais pâturage, feu et déprédations humaines sont ici fort intenses.

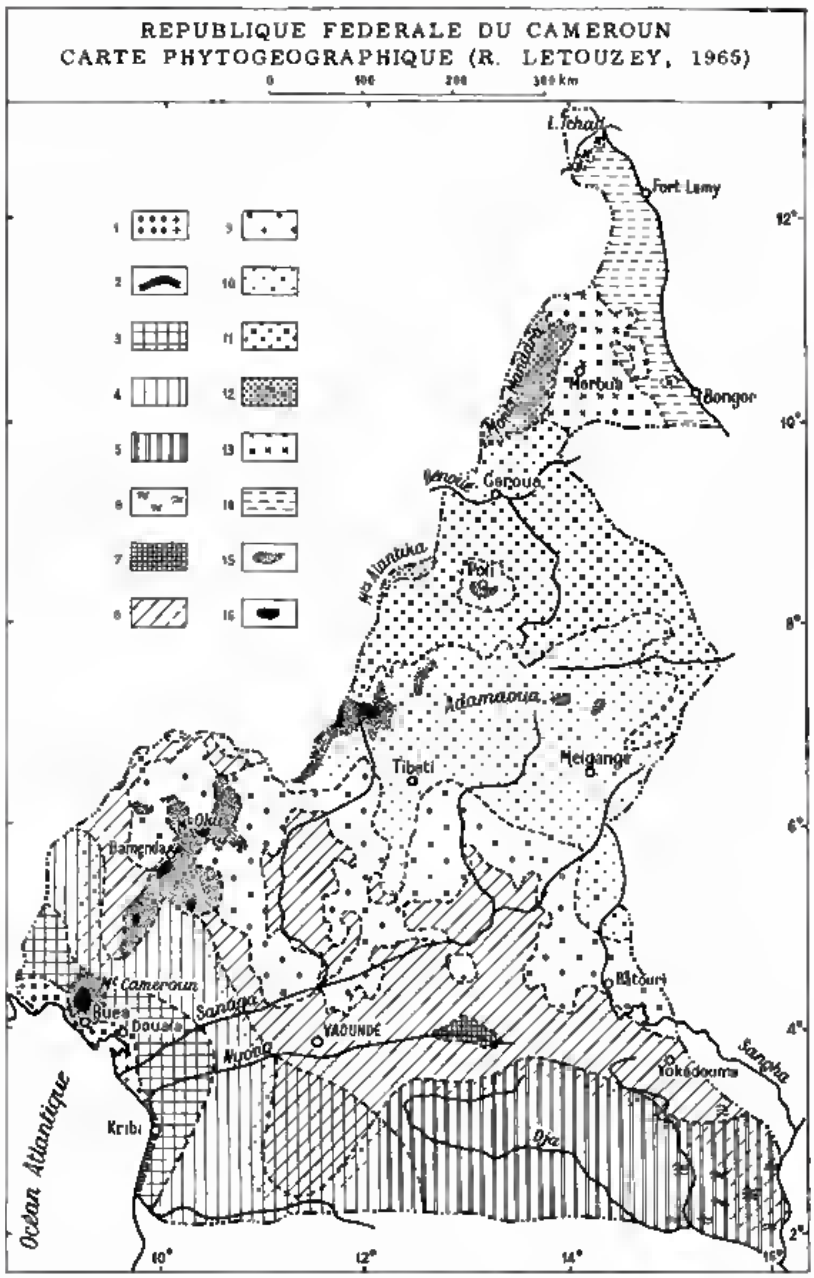
Les monts Manengouba, Nlonako et Koupé, qui seuls permettraient une étude sérieuse de la forêt submontagnarde voire montagnarde, n'ont guère été parcourus. Le mont Cameroun par contre a fait l'objet de multiples descriptions; les particularités écologiques de ce massif sont mises en évidence; les conceptions sur l'étagement de la végétation, au point de vue historique (ENGLER, MAITLAND, BOUGHEY, KEAY, RICHARDS), sont présentées et les propositions de ces divers auteurs, critiquement comparées à celles d'HEDBERG et surtout de LEBRUN, incitent à utiliser une nomenclature voisine de celle adoptée pour l'Afrique orientale : 1) Étage submontagnard (1 000-1 200 à 1 600-1 800 m) avec une forêt dense humide d'altitude, de transition, fort mal connue; 2) Étage montagnard (1 600-1 800 à 2 200-2 500 m) avec une forêt de montagne dont l'importante étude de RICHARDS, accompagnée de notes floristiques personnelles, fournit une bonne description; 3) Étage afro-subalpin (à partir de 2 200-2 500 m et jusqu'à 4 070 m), caractérisé vraisemblablement à l'origine par des fourrés arbustifs « à Ericacées », détruits sous l'action de causes naturelles ou artificielles et remplacés par des prairies de plus en plus pauvres, aboutissant aux champs de laves fraîches et de projections cendreuses presque aphytotiques à partir de 3 800 m.

*
* *

Une bibliographie de 436 titres complète cette tentative de mise au point des connaissances sur la phytogéographie de la République fédérale du Cameroun qui se trouve par ailleurs illustrée de 16 cartes, 12 figures et 60 photographies dont 20 photographies aériennes; le travail s'accompagne d'index de noms de personnes, noms géographiques, noms de plantes citées et doit comporter au total 512 pages.

Le croquis annexé au présent résumé schématise les principales divisions phytogéographiques du Cameroun.

Source : MNHN, Paris



1. Mangrove. — 2. Fourrés arbustifs littoraux. — 3. Forêt littorale. — 4. Forêt biafréenne. — 5. Forêt congolaise. — 6. Forêt inondée de la Sangha. — 7. Forêt marécageuse du haut Nyong. — 8. Forêt semi-décidue. — 9. Savanes périforestières. — 10. Savanes de l'Adamaoua. — 11. Savanes plus ou moins boisées de la Bénoué. — 12. Monts Mandara à végétation soudanienne. — 13. Steppes sahéliennes. — 14. Prairies périodiquement inondées du Nord Cameroun. — 15. Formations submontagnardes et montagnardes. — 16. Formations afro-subalpines.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

L'AGE DES ANGIOSPERMES EN GÉNÉRAL ET DE QUELQUES ANGIOSPERMES EN PARTICULIER
(suite)

par Léon Croizat

Nous allons maintenant analyser quelques schémas de répartition de *Narcissus* **(21)** dans le but d'établir jusqu'à quel point ce qu'ils montrent s'accorde avec les idées dont nos lecteurs viennent de lire le résumé. Voici nos observations :

1. (Fig. 4 A) — On remarquera que *Narcissus triandrus* a une station isolée aux Iles Glénans dans le Finistère. D'après la « Geographic Distribution » on l'expliquerait par des vols de canards (nous ne faisons, bien entendu, aucun jeu de mots) qui, partis d'Espagne en auraient laissé choir des graines aux Glénans, etc., etc.

Cependant, et pas plus qu'Amadon dans un cas semblable **(12)**, Fernandes n'est cette fois disposé à se contenter d'une telle explication. Il sent la nécessité *d'analyser* la distribution de la population de ce Narcisse isolé aux Glénans d'une façon si frappante. Il admet la possibilité d'un « ennoiement de la plupart de la région côtière » entre le nord de l'Espagne et la Bretagne qui non seulement aurait détruit une grande partie de l'aire ancienne de ce Narcisse, mais altéré, en même temps, l'écologie des îles sur la côte du Golfe de Gascogne (sensu amplo), Glénans exceptées, en les rendant inaptes à sa survivance. Si, en fin de compte, il s'abstient de se prononcer définitivement pour ou contre l'indigénat de *N. triandrus* aux Glénans, ce qui est de son plein droit, Fernandes ne donne pas moins une excellente analyse de la question. Pour nous, c'est assez, car chacun a droit à ses opinions lorsqu'elles se tiennent dans les limites du sens commun. Notre opinion est que, si ce Narcisse est vraiment indigène aux Glénans — ce qui est à trancher par une enquête ne devant rien à telle où telle autre idée préconçue —, on ne doit y voir qu'un exemple assez courant de répartition « atlantique ». Les « ennoiements » auxquels Fernandes fait allusion sont bien connus (Ferraz de Carvalho) : les côtes de l'Espagne du Nord et du Portugal ont été modelées, en effet, par de vastes effondrements dont la vallée du Tage et la Serra de Arràbida marquent au Portugal une limite importante. L'isolement de N. *triandrus* aux Glénans paraîtra merveilleux à des naturalistes peu familiers avec les « miracles de la distribution », mais des esprits mieux informés n'y verront rien de plus extraordinaire que, par exemple, les distributions de *N. cyclamineus* et, surtout, de *N. calcicola* **(22)**. Comment

Source : MNHN, Paris

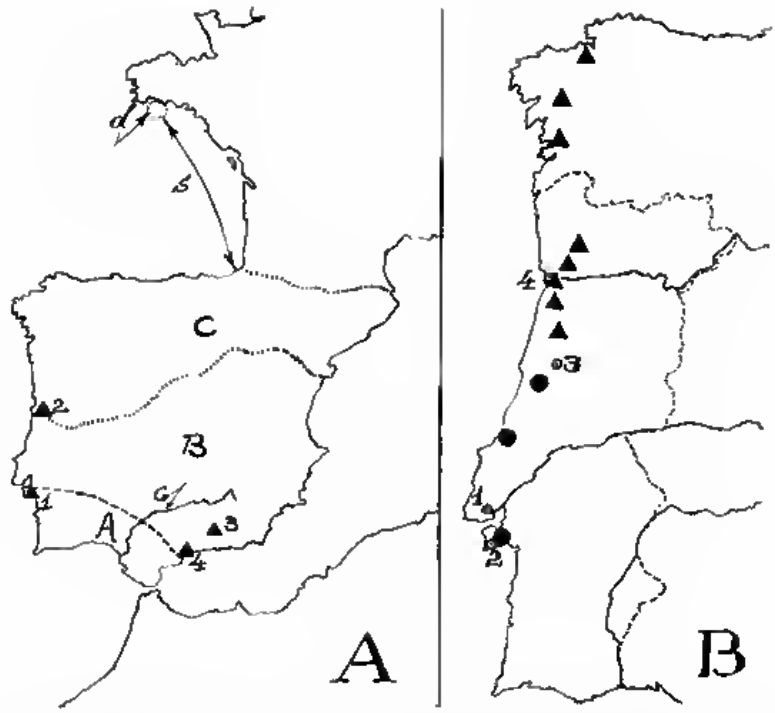


Fig. 4. — **A.** (gauche) La distribution de *Narcissus triandrus* ; la Région **A**, au sud et à l'ouest de la ligne en tirets, est évitée par ce Narcisse. Les régions **B** et **C** correspondent, respectivement, aux variétés *concolor* et *cernuus*. La flèche **G** indique le fleuve Guadalquivir. Par des triangles sont indiquées les villes suivantes : **1** = Sétubal (Serra de Arrábida); **2** = Coimbra ; **3** = Grenade ; **4** = Malaga (à peu près au nord de Malaga se situe la Serrania de Ronda). La station de ce Narcisse aux Glénans est indiquée par la flèche **d** ; le trait en flèches **S** souligne l'interruption de distribution entre les Glénans et le reste de l'aire de l'espèce. — **B** : la distribution de *Narcissus calicicola* (cercles), et de *N. cyclamineus* (triangles) (d'après Fernandes (21). Localités indiquées : **1** = Lisbonne ; **2** = Setubal (Serra de Arrábida); **3** = Coimbra (droite); **4** = Oporto.

Observations : La Serra de Caramulo au nord de Coimbra marque le commencement de la distribution de *N. cyclamineus* vers le nord. La Serra de Arrábida arrête le *N. calicicola* vers le Sud. Cette espèce est inféodée (Fernandes (21) aux calcaires du Jurassique en marge des roches anciennes de la méséta et des dépôts récents de la vallée du Tage. Le porto de Mós et la Serra de Sicó sont à peu près à mi-chemin entre Lisbonne et Coimbra. Cette région est importante par sa géologie (voir « Contribuicoes para o estudo da geografia de Portugal » par A. Ferraz de Carcalho) Publ. Museum Mineral. Geol. Univ. Coimbra, Memorias e Noticias **22** : 4, 1948), car elle englobe un des secteurs de contact entre la Méséta et la » Oria Mesozóica » (bordure Mésozoïque). Dans l'analyse qu'il fait de cette région Ferraz de Carvalho rappelle la » tectónica variada » du Porto de Mós et attribue les îlots de Berienga et des Farilhoes (au nord de Lisbonne) à des « macicos antiguos » aujourd'hui effondrés. On remarquera que la Serra de Arrábida est complètement isolée du nord de la » Oria Mesozóica » par les dépôts Pliocènes et Quaternaires de la basse vallée du Tage, mais est formée en partie par des calcaires Jurassiques et des restes de roches anciennes (voir : Carta Geologica de Portugal, A. Ferraz de Carvalho, *op. cit.*). L'importance biogéographique de la Serra de Arrábida, du Porto de Mós, etc., provient donc de raisons géologiques qui se passent de commentaire.

Source : MNHN, Paris

et quand, par exemple, *N. calcicola* a réussi à trouver la station qui lui convenait le mieux (voir Fig. 4 B) sur les vieux calcaires de localités qui intéressent autant la géologie que la botanique (Serra de Arràbida, Porto de Mos, Serra de Sico, etc.) est une question toute aussi passionnante que celle de savoir comment et quand *N. triandrus* a pris pied aux Glénans. En fait le biogéographe avisé verra dans toutes ces distributions un lien commun en rapport avec l'histoire géologique de l'Europe Occidentale et aux avatars qui en ont dessiné le profil côtier. Aucun Narcisse ne s'est renseigné au bureau de tourisme le plus proche avant d'entreprendre ses « émigrations ». Ces plantes n'ont « trouvé sur leur chemin » que ce que nature a bien voulu arranger pour leur plus grand bien (ou leur destruction); et un mètre carré de *N. triandrus* aux Glénans a été soumis aux mêmes lois qui veulent qu'un mètre carré de *N. calcicola* existe au Porto de Mos. Les détails de chaque cas varient à l'infini, mais la loi des rapports entre la terre et la vie dans l'évolution ne change nulle part.

Si elle est spontanée, ce qui est pour nous fort probable, la distribution de *N. triandrus* isolé aux Glénans ne peut être que banale. Elle fait partie d'un ensemble de processus de biogéographie qui a assuré la présence d'espèces « américaines » au Portugal, p.e : *Utricularia subulata* **(19)**, *Juncus imbricatus* et *Lilaea subulata* **(23)**, *Lilaeopsis attenuata* et *Solanum ottonis* **(24)** et toute une foule de distributions « transatlantiques » dont *Corema* **(14)**, *Staurastrum*, *Hibiscus*, *Euphorbia* **(13)**, *Erica* **(14)**, *Daboecia*, *Pinguicula*, *Rubus* **(13)**, *Arenaria*, *Drosera*, *Podostemon*, *Hypericum* etc. **(14)**, constituent des exemples frappants.

2. — La distribution de *N. triandrus* dans la Péninsule Ibérique (voir Fig. 4 A) laisse nettement de côté la partie de l'Espagne et du Portugal située à l'ouest et au sud de l'arc : Sétubal-Malaga. Il est à remarquer que la région évitée, dirait-on, avec beaucoup d'à propos par *N. triandrus* (et par *Leucojum*, voir fig. 3), est occupée au contraire, par d'autres espèces de Narcisses : *N. gaditanus*, *N. minutiflorus*, *N. jonquilloides (jonquilla × gaditanus)*. Les aires des espèces au nord et à l'est de l'arc : Sétubal-Malaga se trouvent donc être vicariantes d'une manière assez frappante de celles situées au sud et à l'ouest de cet arc, ce qui constitue un problème biogéographique des plus intéressants et qui saute à l'œil nu.

Jeannel, qui est un naturaliste fort expert de la géologie historique de la Méditerranée, s'en est rendu compte, ou du moins, a été frappé par certains à-côtés des distributions de ce type. Il nous montre **(33)** que des Coléoptères affines de *Geocharis (Anillini)* sont répartis sur l'arc : Lisbonne-Cordoue-Tanger en Sardaigne et en Italie. Il ne considère pas, avec raison, comme banal le fait que ces insectes aient «traversé» le Guadalquivir. En effet, au Crétacé et au Tertiaire inférieur, le « Guadalquivir » était une mer qui séparait le centre et le nord de l'Espagne de l'Espagne « Bétique » au sud de l'axe : Cadix-Alicante (soit, au long des vallées de ce qui devait devenir le Guadalquivir et la Segura, de nos cartes).

La formation vicariante domine la scène de l'évolution à un tel point que, dictées jadis sur une terre depuis disparue (la *Tyrrhénide* dans le cas

Source : MNHN, Paris

particulier de la Méditerranée), ses lois survivent, après des millions d'années, dans la distribution actuelle. Si la *Tyrrhénide* et la *Tethys* n'avaient existé, jamais la biogéographie de notre monde n'aurait pu être ce qu'elle est. Naturellement, la distribution et la formation de *Stylulus* et de *Cneorum*, de *Rhegmatobius*, *Anillus*, *Narcissus*, *Leucojum*, *Lapiedra*, etc., etc., résultent dans chaque cas de la *formation vicariante*, soit, de la différenciation sur place de souches apparentées, dont la distribution fut commune aux deux rives de l'Atlantique à partir des époques annonçant la « Vie moderne ».

Ces époques correspondent, nous le savons, à peu près au Triasique-Jurassique, autant pour les Angiospermes que pour les Mammifères et les Oiseaux. Les faits sont tellement bien connus, tellement indiscutables que même les Grands Maîtres de la « Geographic Distribution » sont forcés de les reconnaître. Simpson **(41)**, par exemple, est au courant d'une « major crisis » qui : « Suggests a radical and widespread alteration of living condition on the earth, and there is other independant evidence that such a change did occur during the long span of the Permian and Triassic ». C'est bien l'âge que nous avons assigné à l'*angiospermie* en général (soit pré-angiospermie + angiospermie). On a de la peine à croire qu'un auteur pour qui la « Geographic Distribution » est inattaquable ait pu écrire ce que voici **(41)** : « The apparent correlation between physical conditions on the earth and the history of its life is a striking exemple of the unquestionable fact that life and its environment are interdependent and evolve together... Examination of the make-up of various phyla before and after the Permo-Triassic crisis reveals in several of them striking special cases of a widespread evolutionary phenomenon : replacement, within a given group or adaptative type, of one sort of organism by another »! Des textes de ce genre démontrent jusqu'à quel point la « Geographic Distribution » a désaxé la pensée. Simpson perçoit fort nettement une *époque de changement* partout commune à la terre, et se rend compte exactement de l'importance de la *formation vicariante*, ce qui suffirait à faire de lui un « panbiogéographe »! Darwin, lui aussi, a été, par moments du moins **(14)**, un « panbiogéographe » convaincu; etc., etc. Toutefois, dès qu'ils entendent le coup de clairon des « centres d'origine », des « émigrations » des « moyens », ces braves battent en retraite. Leur crier : Mais avancez donc! Vous êtes déjà des panbiogéographes!!! serait les insulter de la plus grave façon. Ils sont ce qu'ils ne veulent pas être, et étant les deux à la fois, ils ont créé une doctrine de contradictions qui leur assure le droit de croire ce qu'ils veulent à tour de rôle. Pourrait-on jamais les convaincre? On sait que Descartes évitait, de propos délibéré, de donner des démonstrations qui fussent aisées à saisir, sachant que, s'il l'eût fait, on lui aurait répliqué qu'on savait déjà tout ce qu'il avait, lui, à enseigner. C'est incroyable, mais l'histoire ne se répète-t-elle pas toujours?

Revenons aux faits : ils n'expriment pas que *Geocharis*, ou *Narcissus* ou *Leucojum*, ou *Erica*, etc. ont « traversé le Guadalquivir » en attendant que la « mer » devienne « fleuve » au Chattien ou au Quaternaire. C'est tout simplement que les souches de ces genres « existaient des deux côtés du

Source : MNHN, Paris

Guadalquivir », bien avant que la Péninsule Ibérique ne prit la géographie que nous lui connaissons. Les majestueux effondrements, abaissements, soulèvements, etc. de la Tyrrhénide qui, à partir du Crétacé, ont fait de l'Espagne et du Portugal ce qu'ils sont aujourd'hui, ont « passé au battoir » les souches en question, et en ont tiré peu à peu les taxons « modernes ». Le processus, grâce auquel ces taxons ont évolué, est la *formation vicariante.* Tant qu'on insistera sur les « émigrations », les « centres d'origine », les « moyens », etc., chers à la « Geographic Distribution », on fera fausse

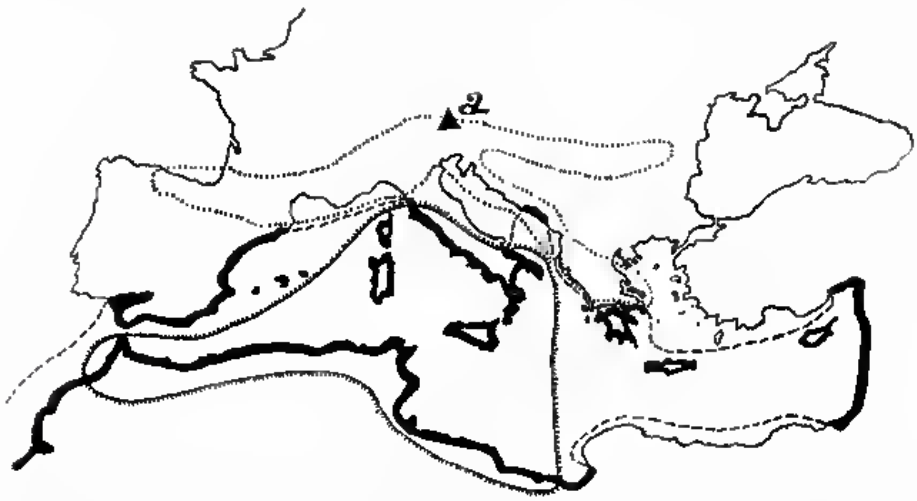


Fig. 5. — La distribution de *Narcissus serotinus* (côtes en trait épais, reliées par lignes en tirets); *N. elegans* (régions côtières, Méditerranée occidentale et centrale, en trait plein hachuré); *N. poeticus* (en pointillé; le triangle a marque le *Nœud Styrien* (« Styrian Center »).
Observations : On remarquera le vicarisme, en général, de ces trois espèces, deux côtières *(N. serotinus, N. elegans)*, une de montagne *(N. poeticus)*. En détail : 1° Entre la Toscane et la Ligurie, ces trois espèces vicarient exactement en fonction de répartitions de grande étendue hors de cette région. Ce n'est donc pas l'écologie, le climat, etc., qui déterminent la distribution et la répartition en ce point; 2° Le *N. serotinus* «envahit » certaines vallées de l'Espagne et du Maroc (survivance par suite d'anciens ennoiements); 3° Le! *Nœud Styrien* est au cœur de la répartition de *N. poeticus* dans trois directions différentes; 4° Cette espèce est arrêtée vers la Grèce par le « Sillon Transégéen », mais *N. serotinus* « remonte » de la Morée (Péloponèse) vers la Dalmatie; 5° Cette espèce évite la Mer Egée et ses arcs insulaires pour des raisons qui ne paraissent rien devoir au climat, à l'écologie, etc. Elle évite de même, pour des raisons analogues, la Cyrénaïque et la côte Egyptienne.

route et on posera des questions qui, imposantes d'apparence si on le veut bien, ne serviront qu'à brouiller les idées de plus en plus. C'est à prendre ou à laisser.

Nous le répétons : ce qui se passe à l'heure qu'il est en biologie, en ce qui concerne la science du temps et de l'espace dans l'évolution, est un retour à l'état de choses qui régnait du temps de Descartes. Les adeptes de la « Geographic Distribution » et de ses dérivés jouent aujourd'hui le rôle d'Aristotéliciens en lutte contre des conceptions nouvelles. La question n'a rien à voir, en tant que telle, avec la *science.* Elle revient à une phase de *L'Histoire de la science.* Nos lecteurs se doivent de le savoir exactement,

Source : MNHN, Paris

car ceux qui l'ignorent ne peuvent espérer jamais bien comprendre l'état de la biogéographie de nos jours.

3. — (Fig. 5) Rien n'est plus frappant que le « vicarisme » géographique, taxonomique et écologique à la fois de *Narcissus poeticus* et, p.e., de *N. serotinus*. On remarquera aussi que si le *N. elegans* paraît empiéter sur l'aire du *N. serotinus*, le fait est que l'aire de *N. elegans* occupe, non seulement le secteur de la Méditerranée Occidentale, mais aussi Centrale qui « vicarie » souvent avec la Méditerranée Orientale [1]. Le « vicarisme » est un phénomène à aspects multiples, qui revient cependant, par sa raison d'être, à la formation d'unités nouvelles et jeunes par séries parallèles dans le temps, l'espace et la forme, à partir d'ancêtres jadis communs aux groupes vicariants. Cette formation est en général, surtout le fait des altérations géologiques qui, en agissant sur des groupes de plantes et d'animaux localisés dans un domaine particulier, à un moment donné de l'histoire du monde, ont déterminé ainsi les grandes cassures de la biogéographie. Ce qui advint à la *Tyrrhénide* est à l'origine de la répartition dans la région Méditerranéenne et, en grande partie, en Europe, tout comme ce qui est arrivé à l'antique *Gondwana* **(13)** a servi à modeler la répartition des terres et des îles qui se trouvent aujourd'hui sur le pourtour de l'Océan Indien. *Rien n'a été fait au hasard.* L'erreur d'avoir cru que la répartition est une affaire d' « émigrations » au gré de « moyens » de fortune, n'a pas été moins malheureuse pour la pensée biologique que ne le fût jadis, pour la pensée astronomique, l'erreur de « vouloir » que le soleil tournât autour de la terre. Il suffit d'une seule erreur de ce genre pour brouiller les idées pendant des siècles.

On se demande, en effet, comment on a pu croire que la répartition est l'œuvre d' « émigrations » de fortune. Personne ne niera que la répartition à venir se fera nécessairement à partir de la répartition de notre époque **(13)**. Si tel est le cas, la répartition de notre époque est elle même forcément le produit de celle des âges révolus. Or bien, il suffit de regarder autour de nous pour se rendre compte du processus qui est responsable de la *formation* d'unités nouvelles. C'est le « vicarisme » de la façon la plus claire. Les mauvaises herbes elles-mêmes n'y apportent aucune exception vraiment valable **(14)**, et tout naturaliste sagace et observateur (voir, p.e., Marie-Victorin sur la flore du Canada **(14)**, Perrier de la Bathie sur la flore des montagnes de Madagascar **(14)**, Humbert sur la biogéographie d'anciennes Cucurbitacées malgaches **(13)**, Aubréville sur la flore Africaine **(3)**, Mme Jovet-Ast pour les Hépatiques **(35)**) est au courant du fait. *L'émigration*, si jamais elle se produit, s'intègre dans le *vicarisme* à titre secondaire. Si le jour vient où, grâce à *Homunculus*, le monde tout entier ne sera plus qu'un repaire de mauvaises herbes, au sens littéral et figuré du terme, les lois de la nature ne seront pas périmées pour autant. *Homunculus* lui-même est un objet naturel.

1. Nous regrettons vivement, une fois de plus, de ne pas connaître l'écologie, etc., de *N. serotinus* et de *N. elegans*. Des rapports fort intéressants se laissent deviner entre la morphologie, la biogéographie, l'écologie, etc. de ces espèces, au bénéfice de botanistes mieux informés que nous.

Source : MNHN, Paris

A en croire la « Geographic Distribution » **(21)**, l'aire de *N. poeticus* serait à attribuer à des émigrations venues de l'Espagne du Nord-Est. D'après notre conception de la biogéographie, il en est tout autrement. Nous ferons remarquer que l'aire de ce Narcisse englobe des secteurs de haute importance pour la répartition des plantes et des animaux (région de Savone, en Ligurie **(12)**, les monts des Maures et les Alpes de Tende et de Lantosque **(13)**, la Styrie en général **(13)**). On ne négligera pas d'observer que des types de distribution qui associent très nettement la Méditerranée aux côtes Atlantiques de l'Europe sont bien connus autant dans le monde des plantes **(13)** que dans celui des animaux **(33)**. Souvent d'apparence insignifiante dans le détail, ces distributions, prises dans l'ensemble, font partie, bien au contraire, de formidables enchaînements d'évolution dans le temps et l'espace par la forme.

Nous dirons donc que le *N. poeticus* provient d'ancêtres qui, établis sur ce qui fut la Tyrrhénide du Jurassique et du Crétacé, sont devenus, pas à pas, moins «narcissoïdes» et plus *Narcissus* pour passer enfin à l'état de *poeticus*, sensu lato et sensu stricto [1], autour d'anciens nœuds d'évolution lesquels, d'après nos cartes, s'appellent les Monts des Maures, la Styrie, etc., etc.

L'incroyable complexité des types de distribution qui appartiennent en particulier à tel ou tel groupe, que ce soit de *Narcissus*, *Gentiana*, *Crepis*, ou d'Insectes variés **(13)** fond, grâce à la biogéographie scientifique, dans la simplicité de quelques principes fondamentaux valables pour tous à la fois. Immense par la variété de ses apparences, la distribution est toute pareille à un étalage de cristaux dont aucun n'est exactement le même que les autres. Néanmoins, ce qui semble immense à l'œil est, au fond, peu de chose pour l'esprit capable d'atteindre ce qui se cache sous les apparences. Il faut un Haüy à la biogéographie. Or, Haüy fut français. Sera-ce encore en France que la pleine lumière sera faite sur nos problèmes?

4. — (Fig. 6) La distribution de *Narcissus pseudonarcissus*, sensu amplo, s'étend à l'ouest et au sud d'une ligne qui court à peu près entre le Zuiderzee et le Golfe de Venise, et s'arrête au Détroit de Gibraltar et au sud de l'Italie du Nord. C'est, à l'œil nu, une distribution de type fort ordinaire, mais elle cache en réalité des enseignements précieux. Voici ce qu'on remarquera pour commencer : 1° Elle revient, *tout à fait en*

1. La « Geographic Distribution » et ses dérivés ont eu le tort de confondre *l'origine de l'espèce* avec *l'origine de ce qui correspond à un binôme*, c'est-à-dire, ont pris ce qui est en toute réalité un *processus biologique de formation* pour une *question de classification* **(13-14)**. C'est un faux départ qui a asservi la biogéographie à la classification à partir de 1859. Comme processus, et ceci surtout en biogéographie, l'origine de l'espèce est au fond la même chose que l'origine de la famille, etc. Notre point de vue ne nie aucunement l'importance de la classification exacte, etc., mais refuse de subordonner ce qui revient de plein droit à la biogéographie, comme science indépendante, à des considérations qui lui sont foncièrement étrangères. La synthèse exige au préalable l'analyse exacte que chaque science doit accomplir pour son compte, d'après ses principes, et par ses propres moyens. Asservir la biogéographie à la classification, pour commencer, signifie nuire aux deux à la fois.

Source : MNHN, Paris

général **(13)**, au type « atlantique »; 2° Elle évite les Baléares, la Corse et la Sardaigne, l'Italie du Centre et du Sud, ce qui répond d'autre part au fait que ce Narcisse n'est représenté que par deux formes (voir fig. 6, triangles 1, 2) au sud du Tage. Ces deux formes *(N. nevadensis, N. longispathus)* ne constituent pas un vrai *centre de masse* sur l'Espagne Bétique, (voir par contre *N. juncifolius*, fig. 2), et ne sont

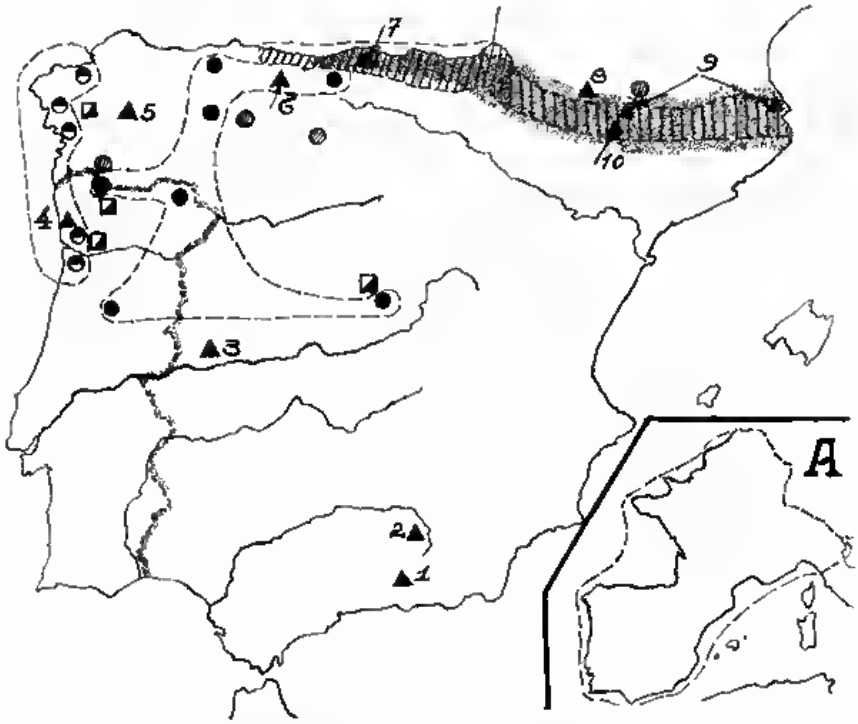


Fig. 6. — La distribution de *Narcissus pseudo-narcissus*, sensu amplo.
Carte *A* : La distribution générale de cette espèce.
Carte principale : La distribution de *N. pseudonarcissus*, sensu amplo, dans la Péninsule Ibérique et la région des Pyrénées. Triangles : **1** = *N. nevadensis*; **2** = *N. longispathus*; **3** = *N. confusus*; **4** = *N. Johnstonii*; **5** = *N. lagoi*; **6** = *N. leonensis*; **7** = *N. lorluosus*; **8** = *N. parviflorus*; **9** = *N. macrolobus*; **10** = *N. alpestris*. Cercles : noir en haut = *N. cyclamineus* (voir aussi fig. 4 B); noir = *N. asturiensis*; rayés = *N. nobilis* (remarquer la station dans les Pyrénées à la droite du triangle **8**). Carrés : noir à droite = *N. portensis*; aire rayée en diagonale (Pyrénées occidentales, monts Cantabriques) = *N. hispanicus*; aire rayée perpendiculairement (Pyrénées) = *N. abscissus*; aire sablée = *N. pallidiflorus*.

par conséquent que des relictes sur d'anciens terrains de la Meseta au sud du Guadalquivir; 3° C'est sur la vieille Meseta du Nord-Ouest de la Péninsule Ibérique et dans les Pyrénées que *N. pseudo-narcissus* a le gros de ses formes. Le *N. cyclamineus* est toutefois une espèce de la *marge* de la Meseta (voir aussi fig. 4 B).

On pourra discuter si *N. pseudo-narcissus* appartient ou non à la Tyrrhénide. Notre avis est que : 1° Si on entend la *Tyrrhénide* au sens conventionnel du terme (axe : Espagne Bétique-Baléares Corse et Sardaigne-Toscane), la distribution de ce Narcisse n'est pas de type Tyrrhénide;

Source : MNHN, Paris

2º D'autre part, ainsi que *Anillus* et ses alliés du groupe *Geocharis Rhegmalobius* nous l'ont montré, la Tyrrhénide, au sens large, englobe une partie au moins de la France et de l'Italie du Nord, et on ne peut nier que la Meseta Ibérique en ait fait un jour partie; 3º Quoi qu'il en soit, et sans pour cela nous appesantir sur des adjectifs que chacun peut toujours étirer ou restreindre à sa façon, *N. pseudo-narcissus* est sans doute une très vieille espèce dont les proches ancêtres — tout comme ceux de *N. jonquilla* — (voir fig. 2), vivaient dans la Péninsule Ibérique avant le Tertiaire. A cette époque, pensons-nous avec JEANNEL, les terres, devenues plus tard cette péninsule, faisaient partie de la Tyrrhénide, sensu lato. Nous n'irons pas plus loin, car nous savons déjà à quoi nous en tenir pour l'essentiel, et l'analyse biogéographique ne cherche pas à discuter des questions de mots, qui n'apporteraient rien à la bonne compréhension d'un problème de son ressort. Penser sans dire vaut mieux que dire sans penser.

Une analyse biogéographique de la distribution de *N. pseudo-narcissus*, qui se voudrait complète, serait fort exigeante. En fait, elle imposerait : 1º Une connaissance précise de la morphogénie de *Narcissus*, en particulier, et de ses alliés en général. Par exemple : la zygomorphie florale de *N. bulbocodium* (genre *Corbularia* de certains auteurs) mène loin (**13**); et on ne peut espérer bien juger du coefficient de variabilité qui détermine la taxonomie d'un groupe, si l'on ignore ce qu'il « peut donner »[1]. 2º Une notion étendue de l'écologie de chaque forme, ce qui veut dire une connaissance détaillée des aires au point de vue géologique, climatique, pédologique, sociologique, etc. 3º Une complète maîtrise de la classification de *Narcissus* et, si possible des Amaryllidacées, autant en ce qui concerne la taxonomie que la systématique et la caryologie. 4º Enfin, une bonne idée des *principia botanica* tels que nous les entendons.

L'état de notre connaissance (de notre ignorance, dirons-nous plutôt), nous empêche de remplir toutes ces conditions. Toutefois, il n'est pas impossible que le niveau des connaissances, que la botanique croit posséder aujourd'hui au sujet de beaucoup de choses, mette tous ceux qui la professent, plus ou moins sur le même pied. Nous osons donc suggérer à titre d'hypothèse de travail, si on veut bien ne pas le prendre autrement, ce que voici : — 1º Le type de distribution qui rallie la Sierra Nevada bétique (voir *N. nevadensis)* à la Meseta du Portugal du NordEst, de la Galice, du Léon, etc. (voir *N. asturiensis*), et qui, à partir de la Serra de Caramulo, (**22**) atteint La Corogne (voir fig. 4 B, *N. cyclamineus*) est très

1. FERNANDES a écrit à ce sujet (**22**) des notes fort intéressantes. VALLET a figuré en 1633 un « *Narcissus hyspanicus* minor amplo (sic) calice foliis reflexis » qui devint, en 1816, *N. cyclamineus* D.C. Pratiquement inconnu, depuis, des botanistes et collecteurs, ce Narcisse fut « exécuté » en ces termes par HERBERT (*Amaryllidaceae*, 1837) : « An absurdity which will never be found to exist ». C'est en effet un « drôle de Narcisse », (pas plus cependant que « *Narcissus Corbularia* », *bulbocodium*, à notre sens) que la fantaisie populaire a nommé dans sa patrie d'origine « *martelinhos* (petits marteaux) et *pucarinhos* (petits pots). HERBERT ne savait donc pas ce que le genre *Narcissus* pourrait donner; et nous croyons toujours qu'on ne le saura pas, tant qu'on ne comprendra pas la « fleur » autrement qu'on ne le fait aujourd'hui.

Source : MNHN, Paris

certainement fort ancien. On n'oubliera pas, par exemple **(45)**, que les sommets paléozoïques de la Sierra Nevada et la Serrania de Ronda (dans l'ouest de la province de Malaga) furent parmi le peu de points qui échappèrent aux submersions du Crétacé et représentent des restes de la « Cordillère Hésperide » de la Péninsule Ibérique pré-tertiaire. Si la « Geographic Distribution » est prête à dire n'importe quoi à ceux qui veulent le croire, aucun naturaliste de bon sens ne voudra admettre que ce fut un corbeau qui laissa choir les graines de *N. nevadensis* sur la Sierra Nevada au sud de Grenade, et une grive qui apporta celles de *N. longispathus* à la Sierra Lucena (ou Magina) — la carte de distribution qui est entre nos mains est hélas, fort sommaire — au nord de cette même ville. — 2° Il est donc possible que les formes qui sont de l'affinité de *N. pseudo-narcissus* représentent des états variés, soit : *a*) Des relictes de population dont *N. pseudo-narcissus*, sensu amplo, serait lui-même le descendant; *b*) Des formes en lente évolution par formation vicariante d'anciennes souches de pseudo-narcissus; *c*) Des néo-endémismes naissants; *d*) Des mutations, pour le moment du moins, fort localisées[1]; *e*) Des relictes de souche *pseudo-narcissus* en survivance précaire par suite de défrichements, modifications de climat, etc. — 3° Le secteur des Pyrénées apporte au cadre de la formation de *N. pseudo-narcissus*, sensu amplo, un élément d'orogénèse assez violente à partir de l'Oligocène. Naturellement, ce mouvement de surrection a aiguillonné la formation vicariante, causé des extinctions et des émigrations locales, forcé à l'adaptation en hauteur, provoqué et suspendu des phases d'isolement, etc. Ces modifications s'ajoutent naturellement, aux effets de l'évolution et de la répartition qui, à pas plus lents, ont suivi et suivent toujours leur cours sur la Meseta. On n'oubliera pas que : *la répartition n'est jamais moins compliquée que la géologie historique du domaine qui lui correspond.* — 4° Quatre stations (voir fig. 6) de la distribution Ibérique de *N. pseudo-narcissus*, sensu amplo, nous paraissent particulièrement instructives. L'une concerne *N. asturiensis* de la Sierra de Guadarrama au nord de Madrid, et là même ce Narcisse est associé à *N. portensis*. Ces deux « espèces » se retrouvent unies sur la frontière hispano-portugaise au nord-est d'Oporto, conjointement avec le *N. nobilis*. A partir de cette région, le *N. nobilis* « émigre » vers l'est et le nord au long d'un axe : Altos de Léon — versant méridional des Monts Cantabriques, pour traverser enfin les Pyrénées vers leur centre. Le secteur allant, en gros, d'Oporto à la haute vallée du Rio Lima et à l'embouchure du Minho, est particulièrement riche en Narcisses, car, outre *N. asturiensis*, *N. portensis* et *N. nobilis*, on y trouve deux autres « espèces », *N. Johnstonii* (particulier à la région) et *N. cyclamineus* (voir aussi fig. 4 B). Nous déduisons de cette distribution et de cette formation ce qui suit : *a*) *N. pseudo-narcissus*, sensu amplo, est *évidemment* une *très* vieille espèce inféodée à l'Espagne de la Meseta, c'est-à-dire aux anciennes montagnes de l'Ibérie Crétacée. Les deux

1. Un excellent exemple de mutations de ce type est fourni par *Bidens paupercula* Sherff var. *filirostris* P. Taylor (**28**).

Source : MNHN, Paris

(petites) espèces au sud du Tage *(nevadensis et longispatha)* sont presque à coup sûr des relictes bien antérieures à l'orogénèse Bétique; *b*) *N. nobilis* n'a pas « traversé les Pyrénées ». Ce sont les Pyrénées qui, dans leur émersion et leur surrection Tertiaire, ont trouvé ce Narcisse sur place, ou tout prés et en ont ainsi déchiqueté l'aire, qui est aujourd'hui inféodée tantôt à de trés vieilles montagnes (Altos de Léon), tantôt à des montagnes d'origine géologique récente (Pyrénées). Le *N. nevadensis* dans la Sierra Nevada au sud de Grenade est exactement dans le même cas que le *N. nobilis* sur le versant nord des Pyrénées. On remarquera que ce n'est donc pas l'âge de la montagne qui détermine l'âge de l'espèce (ou du taxon) puisque de très vieilles espèces **(14)** peuvent très bien être rencontrées sur de trés jeunes terrains. On appréciera ainsi, toute l'étendue de l'erreur dont se rendent responsables les naturalistes qui veulent dater des « émigrations » de fantaisie par des « ponts » imaginaires; *c*) *N. cyclamineus* et *N. calcicola* (voir fig. 4 B) ne sont pas des formes typiques de la *Mesela*, ainsi que le sont, par exemple, *N. asturiensis* et *N. portensis*. Elles appartiennent au contraire à la *marge de la Mesela*, dans un secteur dont l'histoire biologique et géologique a été profondément influencée (voir plus haut) par les effondrements et les soulèvements qui ont modelé la côte du Portugal de nos jours. Il est donc certain — pour nous du moins — que les stations qui comptent le plus au sens de la biogéographie, dans la distribution Ibérique de *N. pseudo-narcissus* sensu amplo, sont : 1. La Sierra Nevada au sud de Grenade; 2. La Sierra Guadarrama et la Sierra de Gredos (d'aprés la carte entre nos mains, c'est ici que pourrait être, dirait-on, localisé le *N. confusus*) au nord et à l'ouest du plateau de Madrid; 3. La région au nord et à l'est d'Oporto, surtout entre la vallée du Tamega et le bas Minho; 4. Les Pyrénées Centrales entre les Basses Pyrénées et l'Ariège. Ces quatre stations, d'apparence « décousue » sur la carte géographique actuelle, sont au contraire de haute importance pour l'intelligence de la biogéographie de *Narcissus*, et en général.

En arrêtant ici notre analyse — hélas, par trop sommaire — des cartes de la distribution de *Narcissus* que nous tenons des beaux travaux de Fernandes, nous nous permettons de rappeler ce que voici : 1° L'analyse des faits est le but suprême de la science. En prêtant l'attention nécessaire à ce but et aux moyens d'analyse *effective*, au pouvoir de la « Geographic Distribution » et de la pan-biogéographie respectivement, nos lecteurs sauront juger exactement des deux. *Nous les prions instamment de faire leur choix et de ne pas mélanger les deux à l'avenir.* Le précepte biblique, suivant lequel personne ne peut servir deux maîtres à la fois, est parfaitement vrai aussi dans les sciences. On peut croire *entièrement* aux « centres », « émigrations », « moyens » de la « Geographic Distribution » et de tous ses produits, ou *pas du tout*. Y croire et ne pas y croire *en même temps* désaxe la pensée, la rend incapable de discerner ce que le bon sens recommande dans le cas particulier étudié, conduit, en somme, à une parodie de tout ce qui revient au temps et à l'espace dans l'évolution. La pan-biogéographie n'est pas une théorie de plus : *elle est une nouvelle conception.* — 2° On a le droit d'attendre de l'analyse pan-biogéographique

Source : MNHN, Paris

des résultats bien au-delà de ceux qui nous reviennent personnellement. Nous n'avons fait que commencer ce que d'autres, meilleurs que nous, mèneront un jour, beaucoup plus loin et beaucoup plus à fond. La science du temps et de l'espace dans l'évolution attend peut-être encore son HAÜY.

F. L'IBÉRIE BIOGÉOGRAPHIQUE

Les adeptes de la « Geographic Distribution » ont cru pendant longtemps que le but suprême de cette « science » était de répartir le monde vivant sur les « domaines » homogènes par leur « phytogéographie » et

Fig. 7. — La distribution de trois Hépatiques : *Frullania nervosa* (tirets et points), *Riccia armatissima* (trait continu), *Marchesinia mackayi* (sablée).

« zoogéographie ». Aujourd'hui, ce « sport » ne rencontre plus la même faveur que jadis, car on s'est aperçu de sa futilité. Toutefois, fort nombreux sont les naturalistes qui, même de nos jours, se soucient très sérieusement d'appliquer avec la plus grande exactitude possible, des adjectifs de distribution tels que : « atlantique », « méditerranéen », etc., et pensent que c'est la biogéographie qui l'exige.

Nous en doutons. Pour nous, on peut *comprendre* la nature sans difficulté dans la plupart des cas, mais en *définir* les manifestations par des termes de notre choix est presque à coup sûr impossible. Une exception « malencontreuse » se présente presque toujours et s'avère insurmontable, ruinant les espoirs les plus beaux, et les subtilités les plus savantes. Évidemment, la nature et nous, ne raisonnons pas exactement de la même manière, et ce n'est jamais par des mots seulement qu'on peut réussir à faire s'accorder des modes différents de la pensée. Il faut y mettre des idées que, naturellement, il faut avoir déjà toutes faites. C'est bien là ce qui est le plus difficile.

Prenons par exemple la distribution de trois Hépatiques des Iles du

Source : MNHN, Paris

Cap Vert *Frullania nervosa*, *Riccia armalissima* et *Marchesinia mackayi* (fig. 7) étudiées par Mme Jovet-Ast **(35)**. Ces cryptogames sont à la fois « macaronésiennes », « atlantiques » et « méditerranéennes » au sens large de la chose, car toutes les trois correspondent de toute évidence au même cycle de translation et de formation. S'il est vrai que *Frullania nervosa* n'est que « macaronésienne », et que *Riccia armalissima* est surtout « méditerranéenne », *Marchesinia mackayi* surtout « atlantique », le fait est que cette dernière occupe une partie suffisante des côtes de l'Italie et de la Dalmatie pour exiger qu'on lui reconnaisse le droit de se dire « méditerranéenne » même en étant *surtout* « atlantique ». Pour tourner la difficulté **(35)** on a proposé de classer *M. mackayi* comme : « atlantique avec avant-postes méditéranéens », ce qui, correct à titre descriptif, n'est peut-être pas absolument satisfaisant comme explication.

Que dirait-on en effet, de *Cneorum* et des *Anillini*? Sont-ils des « américains » en Europe ou des « européens » en Amérique? Est-ce que le phytogéographe cubain sera le mieux assis dans ses droits en voyant dans *Cneorum* une « forme méditerranéenne immigrée par des moyens mystérieux aux Antilles », ou sera-ce le zoogéographe italien qui ferait d'*Anillus* « un élément transatlantique qui a atteint la Toscane par des moyens inconnus »? A quoi bon des litiges de ce genre?

Pour nous, la carte de la distribution de *R. armalissima* et de *M. mackayi* ne dit rien qui puisse être exprimé convenablement par des adjectifs désignant l'origine, quels qu'ils soient. Nous y voyons plutôt ce que voici :

1° Les Hépatiques (et en général, les plantes et les animaux des Iles du Cap Vert) se rattachent, respectivement, aux Açores, aux Iles Britanniques et à l'Italie Centrale [1] par trois grands axes, qui portent témoignage des rapports tectoniques et biologiques différents dans le passé constituant un prélude nécessaire à la distribution de nos jours.

2° Les distributions de *R. armalissima* et de *M. mackayi* sont évidemment vicariantes à partir d'un secteur partagé en commun : Cap Vert-Canaries [2].

1. Nous ne pouvons nous occuper ici des rapports biogéographiques du « Domaine Macaronésien » avec l'Amérique et l'Afrique. Nous renvoyons nos lecteurs à tous nos travaux. Comme information générale, le chapitre « Les Iles Atlantides » par Jeannel **(33,)** vaut assurément la peine d'être lu. Ce qu'il rapporte comme faits, surtout des insectes vaut aussi pour le reste de la Vie. En tout cas, nous nous rangeons complètement à l'opinion de Jeannel **(33,)** à savoir, que les « Iles Atlantides » ne sont aucunement « océaniques ». Des îles d'apparence très « jeune » **(14,)** peuvent en réalité être très « vieilles ». D'ailleurs, ainsi que nous l'avons vu plus haut, l'âge de la montagne (et de l'île) ne dit pas, à coup sûr, celui de l'espèce, loin de là.

2. On ne saurait s'étonner si, orientée sur un axe : Cap Vert-Canaries-Italie Centrale, la distribution de *R. armalissima* laisse de côté Madère et les Açores qui sont « envahies », au contraire, par *M. mackayi*. Rien n'est « local » en biogéographie. L'extinction peut toujours modifier profondément une carte de distribution mais, en principe, cette carte demeure fidèle à l'essentiel de ce qui lui est imposé par les lois générales de la répartition. Ces deux Hepatiques en portent témoignage d'une manière assez nette.

Source : MNHN, Paris

3° Ce « vicarisme », du moins pour ce qui est de la Péninsule Ibérique, de la France et de la Méditerranée en général, ne manque aucunement de précédents comparables chez les Insectes. Ses raisons d'être sont donc sensiblement pareilles dans les deux régnes de la Vie.

4° On remarque chez ces deux Hépatiques des bizarreries apparentes de distribution (p.e. occupation de la Dalmatie, de certaines parties de l'Italie) qui se rencontrent aussi (fig. 5) chez les Insectes et les Narcisses.

5° C'est à la partie nord et ouest de la Péninsule Ibérique qu'est échue la distribution de *M. mackayi* alors que la partie sud et est, en revient à *R. armatissima*.

6° S'il pouvait être vrai que l'aire de *R. armatissima* soit plus « chaude » que celle de *M. mackayi*, on n'expliquerait toujours pas comment et pourquoi le climat et l'écologie ont permis à l'espèce « froide » *(M. mackayi)* de s'installer en Italie du Sud et d'occuper une enclave en Dalmatie. Par contre, on comprend aisément qu'à partir de l'Espagne Bétique, *R. armatissima* ait pu « envahir » les Baléares, la Sardaigne et la Corse. Cette espèce est évidemment inféodée par sa répartition à la *Tyrrhénide* au sens classique du terme, alors que *M. mackayi* ne l'atteint que grâce à des points de contact (voir fig. 5 : *Narcissus poeticus)* dans les Alpes-Maritimes.

En conclusion, les Hépatiques en question rentrent fidèlement dans le même ordre biogéographique que celui que nous avons analysé en nous appuyant sur *Narcissus*, *Leucojum*, *Lapiedra*, *Cneorum*, etc. *Le tout revient aux mêmes principes et à la même méthode d'analyse, car les causes et les effets en sont les mêmes, bien que chaque groupe s'exprime à sa façon propre en ce qui concerne les détails de sa distribution.*

Nous ne nierons pas, naturellement, que les Hépatiques de Iles du Cap Vert aient un caractère « méditerranéen » dominant, mais nous affirmerons, en même temps, que ce caractère leur est acquis en vertu d'un passé géologique et biologique qui excède de beaucoup ce qui pourrait être dû à la géographie de la Méditerranée de nos jours. C'est la *Tyrrhénide* autant que la *Téthys* qui sont ici « dans nos papiers », et ces vieilles terres (et mers) n'ont rien de « platonique » pour nous car c'est grâce à elles que nous pouvons saisir d'un seul coup, non seulement ce qui appartient à la biogéographie de l'Europe et de la Méditerranée actuelles, mais aussi les rapports que ces domaines entretiennent dans leurs distributions avec les autres continents.

Les géologues nous disent que de vastes effondrements ont modelé les côtes de la Péninsule Ibérique et que, durant le Tertiaire, des montagnes (Cordillères Bétiques, Pyrénées) se sont élevées qui en ont modifié la surface. Il suffit de jeter un coup d'œil sur la distribution de certaines Hépatiques **(2)** pour en constater les résultats. *Riccia ciliifera* (fig. 8 A) est établie sur la Meseta *et ses marges* dans l'Ibérie du Nord-Ouest; elle rompt ses attaches avec elle à un nœud classique marqué par les environs de Sétubal (Serra de Arràbida) au sud de Lisbonne, et réapparaît au Maroc Occidental. *Leucojum* nous a appris (voir fig. 3) que cette interruption aurait pu être évitée par un « détour » qui lui eût fait traverser

Source : MNHN, Paris

le Guadalquivir. Une autre espèce, *Riccia lamellosa* (fig. 8 B) a suivi ce détour en ajoutant à sa distribution deux stations sur le secteur évité par *Narcissus triandrus* (voir fig. 4 A). Affermie ainsi en Espagne Bétique, cette Hépatique a occupé l'Espagne du Sud-Est et les Baléares. Toutefois, elle manque dans le secteur Africain au nord de l'Ouadi Sébou et à l'ouest de la Moulouya. *Riccia macrocarpa* rattache par des stations isolées (fig. 8 C) la Galacie et les monts du Portugal Méridional (Serra Monchique)

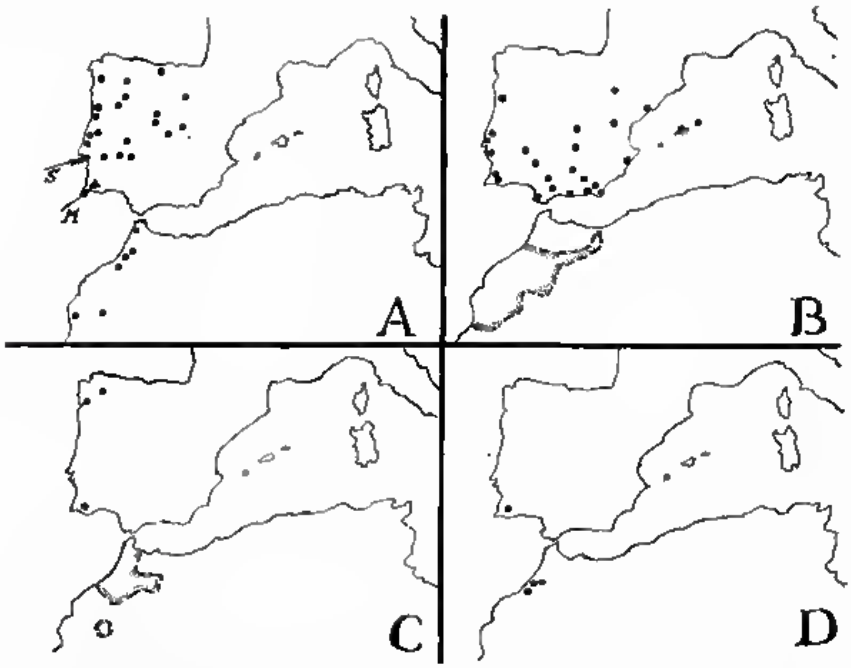


Fig. 8. — La distribution de quelques Hépatiques *(Marchantiales)* communes à la Péninsule Ibérique et au Maroc. Les flèches **S** et **M** (carte **A**) marquent, respectivement, la région de Sétubat (*Serra de Arrábida;* voir aussi fig. 4 B), et celle de la *Serra Monchique.* Carte **A** : *Riccia cilitifera;* Carte **B** : *Riccia lamellosa;* Carte **C** : *Riccia macrocarpa;* Carte **D** : *Exormotheca pustulosa.* La distribution marocaine est généralisée (en tirets sabtés) dans les Cartes **B** et **C**

et occupe surtout le nord du Maroc. *Exormotheca pustulosa* « saute », sans plus, (fig. 8 D) de la Serra Monchique à la région de Rabat. Mmes Allorge et Jovet remarquent **(2)** que cette même espèce répandue des Açores à l'Italie, est à désigner comme *atlantique-ouest méditerranéenne*, mais elle se présente comme *atlantique* dans la Péninsule Ibérique et au Maroc, où elle est inféodée à des habitats chauds et humides.

On admettra sans la moindre difficulté, que si le climat n'avait pas été favorable à cette espèce, ni dans la Serra Monchique, ni aux environs de Rabat, elle serait aujourd'hui inconnue, *par suite d'extinction*, dans les régions où elle est signalée. Toutefois, le climat n'explique pas toujours les types de distribution que nous venons de voir. Ces types sont à rapporter, par les interruptions et les singularités qu'ils

Source : MNHN, Paris

présentent, aux effondrements qui ont modelé les côtes de la Péninsule Ibérique et du Maroc. Ils sont la contre-partie biogéographique des types de distribution attestés par le *Narcissus cyclamineus* et le *N. calcicola* (voir fig. 4 B). Ces espèces ont pu se cramponner pour ainsi dire, à la marge effondrée de la Meseta, alors que *Riccia ciliifera*, *R. macrocarpa* et *Exormotheca pustulosa* ont tout simplement été englouties, « corps et biens », par ces effondrements dans les secteurs où leur aire est aujourd'hui interrompue. Il reste possible que les changements de géographie, de climatologie, etc., qui ont fait suite à ces effondrements (voir analyse de *Narcissus triandrus* plus haut) aient amené la disparition de ces Hépatiques de certaines régions de la Péninsule Ibérique et du Maroc qu'elles eussent continué à occuper autrement; mais cela ne change en rien le cadre de leur biogéographie dans son ensemble. En tout cas, la Serra Monchique et ses environs reviennent avec une remarquable constance dans la répartition des Marchantiales si heureusement étudiées par Mmes Allorge et Jovet. Sur les douze espèces, figurées dans leurs travaux, cette localité n'est absente que pour quatre, dont une *(Riccia atromarginata)* manque au Maroc du Nord, et est nettement à rattacher **(2)** à l'Espagne Bétique, sensu stricto, et à Majorque, ce qui se passe de commentaire.

On se rendra aisément compte, d'après ce qu'on vient de voir, de la difficulté foncière de diviser la Péninsule Ibérique en « domaines » nettement définis, soit par des limites géographiques, soit par l'usage d'adjectifs qualificatifs d'origine et de distribution (atlantique, ouest-méditerranéen, etc.). Il est évident que la biogéographie du secteur occidental de cette Péninsule et du Maroc a été puissamment influencée par l'histoire géologique de tout l'Atlantique Oriental autant au point de vue de la distribution de certaines formes (p.e., *Narcissus calcicola)*, qu'à celui des interruptions constatées dans la répartition des Hépatiques que nous avons figurées. Mieux encore : les Iles Atlantiques (Cap Vert, Canaries, Madère, Açores) jouent dans ce domaine le rôle biogéographique qui échoit aux îles côtières du Vénézuéla, et, de façon tout à fait générale cette fois, aux innombrables chaînes d'îles, etc., qui partout dans le monde **(14)** correspondent à la répartition de type *horstien*. Ce même rôle est d'ailleurs rempli à l'intérieur de la région méditerranéenne **(13)** par les Baléares, la Sardaigne, la Corse, les îles de la Mer Égée, etc.

En conclusion : *pour nous, la biogéographie est une science d'analyse dont le but n'est aucunement de catalogner ce qui concerne la distribution et la classification, mais de rechercher les raisons qui font de la distribution et de la classification ce qu'elles sont. La pan-biogéographie qui fournit la méthode d'analyse nécessaire pour le faire, n'est donc aucunement une nouvelle « théorie », mais une conception nouvelle des rapports du temps, de l'espace et de la forme dans l'évolution.* Nous savons que cette analyse peut atteindre, par l'emploi en synthèse, des données de la géologie, de l'écologie, de la phylogénie, de la cytogénétique, de l'évolutionisme, etc., une remarquable précision. Naturellement, c'est le climat de la pensée qui doit changer, car, tant qu'on aura de la biogéographie la fausse

Source : MNHN, Paris

image qui en a été donnée par la « Geographic Distribution » et ses produits, rien ne se découvrira de ce qui est cependant aujourd'hui déjà à portée de nos mains.

On peut sans doute comprendre la biogéographie de la Péninsule Ibérique et du monde entier sans grande difficulté. Peut-on en dresser le tableau au moyen d'adjectifs de limites géographiques arbitraires, etc.? Nous ne le croyons pas.

G. L'AGE DES AMARYLLIDACÉES

L'âge des Amaryllidacées est fonction p. e., de celui de *Narcissus calcicola* et *Lapiedra Martinezii*, exactement comme l'âge de ces deux espèces est fonction de l'âge des Amaryllidacées et des Angiospermes en général. Il n'est rien dans la nature qui soit « global ». Elle travaillait bien avant qu'*Homunculus* fût de ce bas monde avec ses distinctions, ses catégories, ses explications, ses définitions, etc., etc. Greffer tout cela sur l'œuvre de la nature, mais sans faire violence ni au scion ni au sauvageon, c'est de la science autant que de l'art : de l'art par la pensée et l'imagination, de la science par la conduite précise de la recherche et la netteté des conclusions. Serait-il possible que la « Géographic Distribution » et ses produits manquent à la fois des deux? Si oui, le cas serait loin d'être unique dans l'histoire de la pensée. Si on a pu voir la cosmogonie de Ptolémée reconnue fausse dès ses débuts, régner pendant quinze siècles, la « Geographic distribution » et ses produits nés en 1859, auraient encore une probabilité de vie assez longue. On devrait y réfléchir, tous les naturalistes avec nous.

La classification des Amaryllidacées cette énorme famille très variée par la morphologie de son grain de pollen **(17)** et, en tout cas rapprochée des Liliacées **(42)**, n'est toujours en rien vraiment sûre. Hutchinson, du moins **(32)**, y voit treize tribus que voici : *Agapanthées*, Afrique australe et tropicale; *Hémanthées*, Afrique australe et tropicale; *Gillésiées*, Amérique du Sud (Pérou, Chili); *Eustephiées*, Amérique du Sud (Andes surtout); *Ixoliriées*, Asie Centrale et occidentale; *Galanthées*, Europe, Asie occidentale; *Narcissées*, Eurasie (en Méditerranée surtout), Afrique tropicale occidentale; *Amaryllidacées*, Afrique australe et tropicale, Asie occidentale (Iran); *Crinées*, Afrique australe, Amérique, Europe, Asie tropicale, Malaisie; *Zéphyranthées*, Afrique australe, Amérique, Europe; *Eucharidées*, Amérique tropicale (Andes surtout), Canaries, Méditerranée, Asie tropicale, Australie; *Hippéastrées*, Amérique (du Mexique à l'Argentine), Asie occidentale, Extrême-Orient (Chine, Japon); *Alliées*, Amérique (surtout Californie et du Mexique au Chili), Europe, Afrique du Nord, Asie.

Nous ignorons quelle peut être la valeur systématique de ce tableau, ce qui n'empêche aucunement que nous puissions l'examiner objectivement au point de vue de la biogéographie. En le prenant de ce point de vue,

Source : MNHN, Paris

nous remarquons tout d'abord des *centres de masse* en Afrique australe et tropicale *(Agapanthées, Hémanthées)* en Amérique tempérée et tropicale *(Gillésiées, Eustéphiées)*, en Eurasie occidentale et centrale surtout *(Ixoliriées, Galanthées)*, mais aucun *centre de masse* nettement défini comme tel sur le Pacifique central et occidental [1].

C'est à souligner, car c'est bien là qu'au contraire est situé un centre formidable d'angiospermie. Naturellement, aucun de ces *centres de masse* ne pourrait être le « centre d'origine » des Amaryllidacées prises dans leur ensemble, à moins qu'on veuille *imaginer* à tout prix un point de la carte du monde actuel d'où ces plantes auraient émigré partout ailleurs. Nous

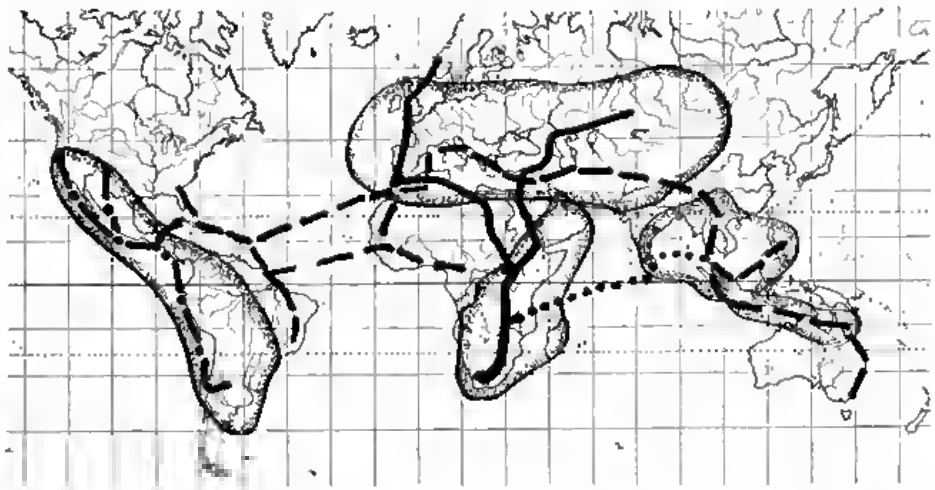


Fig. 9. — Les centres de masse principaux des Amaryllidacées actuelles et tracés des grandes pistes qui les raccordent.

n'en voyons aucunement le besoin, quitte à supposer que l'origine première de cette famille des Liliacées et de leurs alliées soit probablement à rechercher, comme pour les Angiospermes en général, dans l'hémisphère sud. Quoiqu'il en soit, les treize Tribus des Amaryllidacées et les vingt-huit Tribus des Liliacées (**32**) ont dû rejoindre dès les premiers temps de l'angiospermie — soit en fait pendant la pré-angiospermie — les domaines qui leur appartiennent aujourd'hui encore. Si la géographie de notre monde a bien changé depuis, *la loi de la formation vicariante* n'a jamais perdu ses droits, que ce soit dans le présent ou le passé. *Il est donc toujours sage de prendre la distribution actuelle comme base d'analyse. En effet, rien n'est*

1. Hutchinson est même de l'avis (**32**), que les Massoniées, qui sont pourtant des Liliacées pour la classification, sont pour la parenté un « Climax group showing close approximation to *Amaryllidaceæ* ». Les Liliacées et les Iridacées seraient à leur tour les unes aux autres rattachées par les Técophilacées, pour lesquelles la Californie, le Chili, et l'Afrique centrale et australe jouent le rôle de domaines-clés. On comparera la distribution africaine de cette famille à celle, p. e., de *Blaeria* (Ericacées). La biogéographie n'est au fond qu'une interminable serie de redites. Rien ne se rencontre en distribution, qui n'ait des précédents quelque part parmi les plantes ou les animaux. (**12**.)

Source : MNHN, Paris

analysable scientifiquement au-delà des faits que la distribution actuelle nous montre, et des rapports dont elle fait état pour l'espace, le temps et la forme.

Les *centres de masses* sur lesquels nous venons d'attirer l'attention se raccordent entre eux et aux *centres de masses* qui correspondent à la même Tribu sur plusieurs continents, par trois grandes « pistes » (fig. 9) dont les parcours et l'histoire sont bien connus des naturalistes qui ont connaissance de nos travaux **(13-14)**. S'il est vrai que *Crinum augustum* des Mascareignes et des Seychelles n'est qu'une forme de *C. amabile* de Sumatra — ce qui n'aurait rien d'extraordinaire **(11-14)** — on ajoutera aux pistes rappelées plus haut une quatrième à travers l'Océan Indien de nos cartes.

Ces pistes (lignes d'empreinte), et les raccords qu'elles pourraient exiger en détail, ne doivent rien ni à notre imagination, ni à celle d'autres auteurs **(12)** qui, d'une manière ou d'une autre, en ont fait usage autant que nous. Elles correspondent clairement à la *statistique* de la distribution des plantes et des animaux contemporains et fossiles **(12)**, et tout naturaliste sera forcé de les reconnaître comme vraies, qui voudra refaire cette statistique pour son propre compte, en se servant d'exemples autres que ceux dont nous avons nous-même fait état. *Ces traces ne sont aucunement des « routes d'émigration »* **(13)**, mais *des représentations de rapports à la fois biologiques et paléogéographiques* [1]. Certaines de ces lignes, fort nettement « parcourues » aujourd'hui encore par les Ericacées Ericoïdées par exemple **(13)**, sont attestées à partir du Permien *(âge de fossilisation)* par la distribution de Dinosauriens de type archaïque. La piste qui correspond à *Nipa* vivant et fossile (voir fig. 1 B) se moule sur un ensemble de géosynclinaux (« Tethys » sensu latissimo) d'une immense durée **(44)** et d'une importance capitale pour l'histoire de la terre et de la vie. En effet, *la terre et la vie ont évolué de pair, et la distribution-répartition d'un groupe quelconque de plantes ou d'animaux n'est jamais moins compliquée que l'histoire géologique de la région où ce groupe se trouve actuellement. Si les grandes pistes de la vie actuelle se moquent de la géographie — ce qui est vrai au pied de la lettre — cela veut forcément dire que les jalons de ces traces ont été posés d'après une géographie tout autre que celle que nous connais-*

1. Il suffira pour s'en convaincre de comparer les lignes majeures de la répartition aux cartes qui représentent les grandes phases de la tectonique mondiale (géosynclinaux, secteurs de volcanisme et de séisme, etc. Pour dire la chose en peu de mots : là où la terre est instable, la vie l'est également, c'est-à-dire évolue à une allure plus rapide. Il n'est donc en rien surprenant que les zones de géologie *active* soient aussi des zones *d'évolution active*. Puisque l'évolution répond à la formule : Espace + Temps + Forme, et que la biogéographie s'occupe de l'Espace et du Temps (les *principia botanica* étudient la Forme surtout dans ses aspects morphologiques et phylogénétiques), il est évident que la biogéographie doit retrouver dans ses analyses des « traces » qui laissent entendre à l'unisson la tectonique, l'évolutionisme et la biogéographie. *C'est fort simple et tout à fait logique.* Nous dirons une fois de plus aux naturalistes qui ne s'en seraient pas encore aperçus, que la pan-biogéographie et les *principia botanica* ne sont absolument pas une « théorie » de plus, mais une conception nouvelle de l'évolution surtout dans ses rapports avec l'Espace et le Temps. La « Geographic Distribution » et ses produits ne sont certainement rien de cela.

Source : MNHN, Paris

sons. Vraie pour les Dinosaures du Permien, cette conclusion n'est pas moins certaine pour les Narcisses qui empiètent, dirait-on, l'un sur l'autre dans le secteur marqué par le Détroit de Gibraltar. En fait, ils n'empiètent aucunement au hasard, ainsi que le voudrait la « Geographic Distribution ». Ils sont, bien au contraire, par la forme, rangés exactement d'après la logique de l'évolution dans le temps et l'espace. La précision des rapports dans la répartition ne peut être estimée à sa juste valeur que par ceux, malheureusement assez rares aujourd'hui, qui se sont longuement occupés de la vérifier grâce à l'emploi d'une méthode d'analyse qui ne doit rien à des théories préconçues. *Nous sommes certain en raison de la longue expérience que nous en avons, que l'analyse pan-biogéographique ouvre de très vastes possibilités de pensée et de recherche dans une foule de directions*, toutes inexorablement barrées aujourd'hui à ceux qui s'obstinent à faire confiance à la « Geographic Distribution » et à ses produits.

Nos propres recherches nous ont permis d'établir comme un fait que les ancêtres des Angiospermes « modernes » **(14)** avaient atteint au Jurassique les lieux où les formes qui en sont issues vivent aujourd'hui encore. Il n'était pas question à cette époque de « genres » tels que ceux que nous connaissons, mais de groupes au sein desquels les « genres » formaient des « sous-familles » et des « tribus ». Ces conclusions peuvent être mises d'accord avec les données de la palynologie sans la moindre difficulté. S'il est vrai que des Angiospermes de type « moderne » existaient au Néocomien comme cette science l'affirme, ce *fait* prouve automatiquement que la *tendance* à l'angiospermie a dû se déclarer bien avant le Crétacé Supérieur. Il n'est donc en rien étonnant que la biogéographie nous dise, qu'en effet, les ancêtres des genres modernes dès le Jurassique, au moins, ont occupé les domaines où existent aujourd'hui encore leurs descendants. A ceux qui ne voudraient pas entendre parler de *tendances*, et moins encore de ce que l'analyse biogéographique peut enseigner, mais voudraient s'appuyer exclusivement sur des « faits » nous dirons que les faits ne sont pas plus une affaire d'œil que de cerveau. On a le droit de discuter et de demander des preuves qui rentrent dans le domaine de la raison, en général, et dans la logique du cas étudié en particulier, mais on n'a pas le droit de faire obstacle au progrès de la connaissance en lui imposant des conditions de preuves absurdes ou abusives. Toute exigence de ce genre est une marque d'ignorance; aucune personne connaissant bien une question, n'imposerait à ceux qui font de leur mieux pour la faire progresser, des critères spéciaux de son choix comme condition pour se déclarer convaincu.

Quel est donc l'âge des Amaryllidacées? A peu de choses près celui même des Angiospermes. Ce qui est certain c'est que leurs ancêtres directs étaient en « Méditerranée » au Jurassique, en même temps que ceux de *Crepis*, *Erica*, *Rhododendron*, *Ruscus*, *Coriaria*, *Cneorum*, *Cistus*, *Myrtus*, *Abies*, des Insectes, etc. Aucun de ces groupes, sauf peut être *Abies*, n'existait à cette époque tel que nous le connaissons aujourd'hui. Toutefois, l'ensemble de ces groupes était là, en puissance sur les voies de l'avenir. L'âge biologique n'est certainement pas un instant de l'éternité qui peut

Source : MNHN, Paris

être déterminé au hasard d'une trouvaille de fossile. C'est toute une série de faits et partant une somme d'âges qui s'enchaînent au long d'un processus de développement, dont chaque fossile n'a qu'une valeur partielle de document.

Nous invitons nos collègues les botanistes à réfléchir, comme naturalistes, sur ce que nous apprend l'évolution des Oiseaux. Les premiers Oiseaux *(Archaeopteryx*, etc., Jurassiques par *âge de fossilisation!)* ne sont de *vrais* Oiseaux que par leurs *plumes*, et par leurs *tendances de développement*. Ils ne sont autrement que des Dinosaures bipèdes **(14)** qu'on n'aurait probablement jamais cru être des « Oiseaux », si les plumes n'avaient pas été là, enveloppant les fossiles, comme pour nous assurer que c'est bien l'habit qui, cette fois du moins, fait le moine. Le Crétacé est riche en Oiseaux « à dents », mais au commencement du Tertiaire *(âge de fossilisation)* les Mésanges, les Bergeronettes, les Pies-Grièches sont déjà très « modernes ». La « morale » de cette histoire est tellement claire que nous croyons inutile de la commenter longuement dans ses rapports avec l'évolution et l'âge des Angiospermes. Nous n'en dirons que ceci : l'*Archaeopteryx* est la « pré-angiospermie » des Oiseaux, dont la Mésange serait le *Narcissus rupicola*. Plus heureux que nous, les ornithologues n'ont aucun « palynologiste » dans leurs rangs qui leur assure avec une obstination tenace que les « Oiseaux » n'existaient pas du tout quand l'*Archaeopteryx* était déjà de ce monde. Dans les sciences biologiques, du moins, les neuf dixièmes des litiges qui portent sur les idées et les méthodes se ramènent à des partis-pris, à la tradition, à la compilation, etc. Ces litiges n'ont, en somme, rien de scientifique.

H. CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les problèmes examinés dans cet article s'enchaînent d'une manière telle qu'il nous paraît utile d'en résumer les éléments par sections à part, comme il suit :

1. CONSIDÉRATIONS HISTORIQUES ET ACTUELLES

Les travaux de Fernandes et de Jeannel nous ont révélé avec une parfaite netteté ce qu'on retrouve normalement dans les ouvrages des naturalistes **(14)** de notre époque, c'est-à-dire la coexistence de deux doctrines biogéographiques opposées.

L'une de ces doctrines est celle formulée par Charles Darwin dans l' « Origine des Espèces » 1859. Elle repose sur trois axiomes : *a*) Centres d'origine ; *b*) Emigrations ; *c*) Moyens de transport, qui sont « mystérieux » chaque fois qu'on ne peut les expliquer, ce qui arrive très souvent. Cette doctrine est fausse, ainsi que nous l'avons prouvé dans tous nos travaux, y compris celui **(11)** où nous ne l'avions pas encore rejeté absolument. *Elle est fausse non seulement par les résultats auxquels elle conduit, mais en raison du fait qu'elle empêche l'analyse objective de la répartition.*

Source : MNHN, Paris

L'autre doctrine, imposée par le bon sens chaque fois qu'un naturaliste ne peut éviter d'analyser la distribution d'un groupe dont il s'occupe comme classificateur, etc., revient *inévitablement* à la notion de *formation vicariante* qui, d'ailleurs, est depuis cinquante ans à la base de la classification zoologique. Cette notion est la clé de voûte de l'analyse panbiogéographique. Nous l'avons développée et intégrée à une doctrine générale de l'espace, du temps et de la forme dans l'évolution dans les 6000 pages de nos travaux. Cette notion n'a aucunement été inventée par nous. Tout ce que nous pouvons revendiquer pour notre œuvre, c'est d'avoir insisté *fortement* sur une *méthode* et des *principes* dont les prémices et les exemples se trouvent dans une foule de travaux qui ne nous sont aucunement dûs, et dont certains remontent au moins à 1839.

Imposées, l'une par la tradition, le conformisme, l'autre par le bon sens et les besoins du sujet, ces deux doctrines s'entrechoquent hélas dans la bibliographie courante. La clarté des idées en souffre, la libre analyse est rendue impossible, la compilation et la tradition amènent trop souvent des conclusions d'une incroyable faiblesse et de flagrantes contradictions. Nous sommes aujourd'hui Darwiniens en biogéographie, etc. comme nos devanciers étaient Aristotéliciens en cosmographie et en physique en 1300.

Puisque ces doctrines sont absolument incompatibles, on ne peut éviter de faire un choix entre les deux dès qu'on a saisi leur vraie nature, et connu leurs précédents historiques. Ce choix sera effectué plus tôt par certains esprits, plus tard par d'autres. Les uns iront beaucoup plus loin et beaucoup plus vite que les autres sur les voies de la pensée utile. On voit mal, avec des idées brouillées, la méthode à suivre et les principes à retenir.

2. CONSIDÉRATIONS SUR L'AGE EN GÉNÉRAL

Le langage scientifique n'a pas droit à l'imprécision qui caractérise trop souvent le langage courant. Les mots les plus usités de ce langage sont ceux que la pensée scientifique doit s'efforcer de définir le plus clairement. On peut comprendre l'âge de beaucoup de manières, dont deux sont à retenir ici, à savoir : 1° L'âge est un moment dans le temps déterminé par une trouvaille fossile *(âge de fossilisation !)* 2° L'âge est un moment dans le temps qui marque le début d'un processus de changement *(âge d'origine !)*, dont la paléontologie et la « néontologie » révèlent — *toutes les deux à la fois* — les étapes.

L'âge de fossilisation et l'âge d'origine ne peuvent se contredire, car ils sont fonction l'un de l'autre. Faute de documents fossiles, nous n'aurions aujourd'hui que des notions très imparfaites sur le développement de la Vie. Faute de pensée lucide, nous ne pouvons comprendre le fossile et l'âge en général, ainsi que le demande la science. L'analyse et la synthèse exigent les deux à la fois. On retiendra de l'œuvre de JEANNEL **(32)** une pensée profonde que voici : « Le principal intérêt des *Anillini*... réside dans le fait que leurs diverses lignées soient les restes de faunes

Source : MNHN, Paris

successives. Dès l'instant où une espèce s'est confinée dans le domaine souterrain, elle a été fixée dans son aire primitive; aussi, ces endogées se présentent-ils actuellement comme de véritables fossiles vivants ». C'est à la fois de l'excellente biogéographie et de l'histoire naturelle bien conçue; ces notions déterminent des rapports exacts entre la paléontologie et la « néontologie ». La Mésange de nos jardins est, elle aussi, un fossile vivant.

Les auteurs qui échafaudent des théories sur l'*âge de fossilisation* dans le but de prouver ainsi que l'âge d'origine n'est que de la « théorie » font nettement fausse route.

3. CONSIDÉRATIONS SUR L'AGE DES ANGIOSPERMES

Nous croyons que : *a*) L'*âge d'origine* des Angiospermes remonte au Permien, comme époque moyenne; *b*) C'est de cette époque que date la *tendance* qui transforma des plantes *non-angiospermes* en des plantes *pré-angiospermes; c*) Les ancêtres des Angiospermes occupaient avant le commencement du Crétacé, soit au Jurassique, les domaines où subsistent, aujourd'hui encore, leurs descendants; *d*) A cette époque, ces ancêtres étaient probablement encore, en partie, des pré-angiospermes; *e*) Les grands genres des flores modernes remontent par leur âge au Crétacé moyen; *f*) Il est des espèces vivantes d'Angiospermes qui existaient déjà à la fin du Crétacé; *g*) La moyenne des espèces de nos flores date du Tertiaire inférieur; *h*) Les limites d'âge que nous indiquons ne concernent aucunement des genres et des espèces *sensu strictissimo* d'après les définitions qu'en donnent nos textes de classification. Elles se rapportent toutefois à des formes très proches, si ce n'est absolument les mêmes que celles du monde actuel; *i*) L'âge des espèces du même genre peut présenter de considérables différences **(14)**.

4. CONSIDÉRATIONS SUR L'ANGIOSPERMIE

La doctrine qui veut que l'angiospermie ne soit qu'une question de style et de stigmate est fausse. La formation de l'ovaire « angiosperme » avec son style, etc., résulte d'une *tendance* à la réduction extrême du strobile non-angiosperme et pré-angiosperme qui aboutit enfin à la « fleur ». Nous ne croyons aucunement qu'il soit possible d'établir une distinction précise entre l'ovule et l'ovaire **(13-14)**.

La botanique en est toujours à la *phase descriptive* de son histoire et manque de la méthode et des principes qui en feraient une vraie science d'*interprétation*. Nos travaux nous en ont persuadé, mais d'autres auteurs s'en sont rendus compte autant que nous, même bien avant nous. On connaît les opinions de Cain et de Thompson en ce qui concerne le « darwinisme de la biogéographie ». Baehni a souligné le fait que : « La Phyllotaxie, qui n'a pas pu sortir du domaine purement descriptif, se trouve dans une impasse et la morphologie causale en est encore à tâton-

Source : MNHN, Paris

ner pour découvrir un principe directeur[1] ». DORMER a affirmé **(16)** ce qui suit : « A striking feature of botany as the science exists at present is the lack of any coherent body of comparative morphological doctrine dealing with the angiosperms... As a result, the treatment of Angiosperms in university courses on botany is usually confined to separate and unrelated lectures on systematics and on plant anatomy ». L'incroyable routine qui domine la pensée de la *scientia amabilis* est démontrée on ne saurait plus clairement par certaines observations de SAUNDERS **(13)**. Ces circonstances doivent être soulignées car elles expliquent, par une carence de l'enseignement de base, les innombrables difficultés auxquelles se heurte toute pensée nouvelle en raison des « objections » qui témoignent de tout, sauf de la connaissance raisonnée du sujet.

La *tendance* responsable de l'Angiospermie a très probablement pris son origine dans des modifications d'embryogénèse. La disparition des pré-angiospermes (c'est-à-dire des formes intermédiaires entre la non-angiospermie et l'angiospermie « moderne ») est dûe, pour nous du moins, autant à l'extinction qu'à la transformation des pré-angiospermes en vraies angiospermes. On n'oubliera pas qu'aujourd'hui encore existent des Angiospermes dont l'ovaire reste ouvert (ce qui est aussi souvent le cas à l'état de jeunesse, d'ovaires qui sont fermés à l'âge adulte), et dont la sexualité est en cours de modification par la suppression du chaton de fleurs mâles.

Il est très probable que l'Angiospermie naquît dans l'hémisphère Sud, mais elle était sans doute déjà répandue dans le monde entier bien avant que ne prissent naissance les angiospermes « modernes ». Pour nous les premières Angiospermes furent surtout des plantes inféodées aux côtes maritimes et à leur « hinterland », aucunement des formes de stations « orophiles ».

Le fait, que nous manquions de fossiles des « premières angiospermes », admet des explications qui n'ont rien de difficile, comme on peut le voir : *a*) Un fossile ne fait foi, que très rarement, des *tendances*. On n'a pas le droit de s'attendre à trouver des fossiles de pré-angiospermes propres à montrer des *tendances d'embryogénèse ; b*) L'hémisphère Sud est, en général, beaucoup plus pauvre en fossiles que l'hémisphère Nord; *c*) En raison de l'état de la botanique courante au sujet de plantes de notre monde, on peut se demander si la botanique est assez avancée pour comprendre les plantes du passé qui seraient litigieuses. La notion de « carpelle » qui homologue cet organe à une « feuille » portant des ovules sur la marge etc., rend impossible par exemple toute étude sérieuse de phylogénie et de morphogénie de la fleur, etc. Comme le montrent les travaux récents, on voit toujours très mal quand on n'a pas d'idées directrices claires pour comprendre.

1. Nous ferons observer une fois de plus que DUTROCHET avait pourtant déjà fait sortir la phyllotaxie de la phase descriptive, il y a de cela presque un siècle et demi. On a mal vu et très mal choisi après cette époque, ce qui, surtout en botanique, est courant. Dans les toutes dernières années, il faut le dire, d'importants efforts ont été faits en France pour remettre ces recherches dans la bonne voie.

Source : MNHN, Paris

6. CONSIDÉRATIONS SUR LA SYNTHÈSE DE L'ESPACE, DU TEMPS ET DE LA FORME

L'évolution est un processus de développement dont l'espace, le temps et la forme fournissent les assises.

Il est inutile d'espérer atteindre une bonne compréhension de chacun de ces trois facteurs, si on comprend mal les autres. La biogéographie scientifique constitue donc une partie *essentielle* de tout enseignement biologique bien conçu.

C'est à la biogéographie que reviennent les deux tiers de l'évolution (c'est-à-dire l'étude exacte de l'espace et du temps par l'analyse « panbiogéographique »).

La « Geographic Distribution » de Darwin et ses produits ne sont aucunement une science. Ils ne sont pas une science au sens vrai du terme, du fait qu'ils entravent l'analyse des faits de la distribution par des postulats arbitraires (moyens mystérieux, centres hypothétiques, émigrations inexplicables, polémique de tous genres au sujet de « problèmes » traditionnels mais sans aucune valeur pratique).

Index bibliographique

1. Abrard, R. — Géologie Régionale du Bassin de Paris : 8 (1950)
2. Allorge et Jovet-Ast, S. — Publ. Instituto Biologia Apl. **27** : 129 (1958).
3. Aubréville, A. — Contr. Paleohist. Forêts Afr. Trop. : 29, 35 (1949).
4. Babcock, E. B. — The American Naturalist **78** : 401 (1944).
5. — Proceed. California Acad. Sc., sér. 4, **25** : 272 (1944).
6. Cain, S. A. — Torreya **43** : 132 (1943).
7. De Candolle. — Théor. El. Bot. **21** : 213 (1813).
8. Chandler. — Mag. Nat. Hist. Londres, sér. 1, **13** : 354 (1958).
9. Chandler et Axelrod. — Amer. Journ. Science **239** : 441 (1961).
10. Croizat, L. — Lilloa **13** : 40 (1947).
11. — Manual of Phylogeography (1952).
12. — Panbiogeography, 3 vol. (1958).
13. — Principia Botanica, 2 vol. (1960).
14. — Space, Time, Form : The Biological synthesis (1962).
15. Darlington, C. D. — Chromosome Botany : 73, fig. 21 (1956).
16. Dormer. — Nature, Londre 158 : 737 (1946).
17. Erdtman, G. — Pollen Morphol. Plts Taxonomy : 47 (1952).
18. Farrington. — Greek Science : 311 (1961).
19. Fernandes, A. — Am. Soc. Broteriana **13** : 5 (1947).
20. — Bol. Sc. Broteriana, sér. 2, **24** : 306, fig. 14; 315 (1950).
21. — Bol. Soc. Broteriana, sér. 2ᵃ, **25** : 120, 150, 186, fig. 14 (1951).
22. — Ann. Soc. Broteriana **19** : 1, 5, 14, fig. 6; 15, fig. 7 (1953).
23. — Bol. Soc. Broteriana, sér. 2ᵃ, **28** : 137, 148 (1954).
24. — Ann. Soc. Broteriana **26** : 31 (1960).
25. Gaussen, H. — Géographie des planles : 32 (1954).
26. Gaussen, H. — Gymnospermes : 6 (1960).
27. Good. — Features of Evolution in the Flowering Plants (1956).
28. Hooker. — Icon. **36**, pl. 3580, 3 (1962).
29. Howard. — Fossil Birds, Los Angeles Co. Mus. Sc. sér. 10, Paleontol. **6** : 39 (1945).
30. — The Ibis **92** : 17 (1950).
31. Hughes, N. F. — Paleontology **4** : 292 (1961).

Source : MNHN, Paris

32. Hutchinson, J. — Fam. Flow. Plants, ed. 2, **1** : 20, 316 (1959); **3** : 592, 642 (1959).
33. Jeannel. — Gen. Faun. Terr. : 337, 386, fig. 165; 398, fig. 166; 397, fig. 171; 411, 418 (1942).
34. Jovet Ast, S. — Mém. Soc. Biogéogr. Paris **8** : 363 (1946).
35. — Rev. Bryol. Lichénol. **29** : 184 (1957).
36. Léopold, Estella, B. — in Science **143** : 795 (1964).
37. Leroy, J.-F. — Confér. Palais Découverte, sér. D, **68** : 8 (1959).
38. Raüh, W. — Heidelberg, Akad. Wissenseh. Math. Naturwiss. kl., sitzunber. **7** : 185 (1961).
39. de St Hilaire, A. — Mém. Mus. Hist. Nat. Paris **2** : 382 (1815).
40. Scott, Barghoorn et Leopold. — Amer. Journ. Sc., Bradley **258** A : 284, 297 (1960).
41. Simpson. — The Meaning of Evolution : 32, 34 (1961).
42. Takhtajan, Vrakrameef et Ratchenko. — Osnovy Paleontologii **15** : 620 (1963).
43. Termier H. et G. — Hist. Géol. Biosphere : 272 (1952).
44. Termier H. et G. — Formation des Continents et Progression de la vie : 72, carte **11** (1954).
45. Terrero, J. — Geografia de Espana **21** (1956-1962).
46. Wetmore. — Smithsonian Misc. Collections **99**, 4 : 65 (1940).
47. Wolfe, Barghoorn. — Amer. Journ. Sc., Bradley **258** - A : 397 (1960).

Source : MNHN, Paris

VEPRIS HETEROPHYLLA R. Let.
Stat. Nov. POUR LE « KINKÉLIBA DE BOULOULI »
(Rutacée Toddaliée d'Afrique occidentale et du Cameroun)

par R. Letouzey

Dans une publication antérieure [1], nous avons attiré l'attention sur les affinités taxinomiques de la plante productrice du « kinkéliba » du Mali, décrite en 1933 par A. Chevalier sous le nom de *Teclea sudanica*.

Nous suggérions alors que cette espèce serait à classer plutôt dans le genre *Vepris*, ses fleurs étant unisexuées par avortement (androcée à 8 étamines ou staminodes et gynécée rudimentaire ou à ovaire formé de 2 loges biovulées) ou de type bisexué mixte. Malgré l'absence de fruits et de graines pour l'espèce en cause, un rapprochement possible avec le genre *Toddaliopsis* nous paraissait contestable, la validité de ce genre étant assez douteuse.

En 1964, P. Jaeger publiait (*Icones plantarum africanarum* VI, n° 136, I.F.A.N., Dakar) une description détaillée de *Teclea sudanica*, accompagnée de dessins de rameaux feuillés et de fleurs hermaphrodites, tout en prenant acte de nos remarques taxinomiques.

L'Herbier du Muséum de Paris, où se trouvaient déjà les échantillons Chevalier 966 (type), Vuillet 749, Dubois 55.., s'est enrichi depuis le temps de Chevalier des spécimens maliens suivants :

— P. Jaeger 3604 et 3831 (Falaises du massif de Kita, 7. XI. 1951 et 22. XII. 1951, stérile et avec fleurs).

— Demange 2231 (Falaise gréseuse, km 14 sur la route de Sikasso, 28. V. 1964, jeunes fruits). L'examen de ce dernier spécimen confirme l'existence de fleurs de type hermaphrodite avec 4 étamines et 4 staminodes et la bipartition de l'ovaire avec 2 loges paraissant se développer inégalement dans le fruit.

Dans l'article cité en référence, nous faisions mention des affinités florales entre *Teclea sudanica* A. Chev. du Mali et du Ghana (cf. F.W.T. A. éd. 2, **1**, 689) et *Toddaliopsis (Teclea) heterophylla* Engl. du Cameroun. Cette même idée fut reprise par nous à propos de l'étude des Rutacées du Cameroun (Flore du Cameroun. Fasc. 1 : 108, 110, 115, 1963).

Rappelons que *Teclea heterophylla* Engl. avait été mentionné par

1. R. Letouzey. Note au sujet du Kinkéliba de Boulouli (ou Kinkéliba de Kita). J.A.T.B.A. t. VIII, n° 8-9, Août-Sept. 1961, pp. 394-395.

Source : MNHN, Paris

A. Engler en 1915 (Pflanzenwelt Afrik. **3**, 1 : 756), d'après une récolte (n° 4402) de C. Ledermann effectuée le 26 juin 1909 sur la montagne de Lagdo, située sur la rive gauche de la Bénoué, à 45 km au Sud-Est de Garoua, à 300 m d'altitude parmi des blocs granitiques, cet échantillon n'ayant que des fleurs ♀.

Nous avons écrit (*op. cit.*, 1961 et 1963) que Engler avait reclassé cette espèce de 1917 (Bot. Jahrb. **54** : 306) dans le genre *Toddaliopsis*, sans référence à sa citation antérieure. Nous avons découvert depuis, par hasard, que cette mutation avait été faite par Engler en appendice correctif même de son ouvrage « Die Pflanzenwelt Afrikas » **3**, 1 : 852; il signalait alors : « *Teclea heterophylla* (gehört) entweder zu *Toddaliopsis* oder, was weniger wahrscheinlich ist, zu *Vepris* ».

L'étude de la description de Engler (1917, p. 306) peut laisser perplexe puisqu'il écrivait dans la diagnose, au sujet de *Toddaliopsis heterophylla:* « Folia... binata vel foliolo terminali tantum instructa » et dans les notes : « ... Blättchen..., meistens allein, seltener zu zweien stehen ». De même dans son travail antérieur (1915, p. 56) se relève une incertitude analogue (pour ce qu'il appelait alors *Teclea heterophylla*) : «Blätter teils mit 2 länglichen Blättchen, teils mit einem », tout en considérant que les feuilles du genre *Teclea* sont normalement trifoliolées. Nous verrons par la suite, et sommes à présent certain que notre interprétation est la bonne, que l'espèce en cause est normalement à feuilles trifoliolées avec, surtout en extrémité des rameaux, quelques feuilles à deux folioles ou plus rarement à une seule foliole.

Mais en 1943 l'échantillon de Ledermann, semble-t-il unique, disparaissait dans l'incendie de l'Herbier de Berlin.

A l'occasion d'une mission botanique dans le Nord Cameroun en 1964, nous avions donc le projet de retrouver sur les collines granitiques de Lagdo l'espèce de Ledermann et de pouvoir ainsi comparer, autrement que par la littérature, cette espèce et *Teclea sudanica*, considérée jusqu'à ce jour comme endémique des falaises gréseuses du Mali.

N'ayant pu nous rendre à Lagdo, nous eûmes cependant la chance de parcourir d'une part les collines tabulaires gréseuses du Tinguelin situées à 10 km au Nord de Garoua, d'autre part les montagnes rocheuses mais granitiques des Mandara, aux alentours de Mokolo, vers 1 000-1 200 m.

Ici comme là [1] nous retrouvions une Rutacée trifoliolée, avec quelques feuilles bi- ou unifoliolées, correspondant parfaitement aux descriptions simultanément de *Teclea sudanica* A. Chev. et de *Toddaliopsis (Teclea) heterophylla* A. Engl. Nos observations ne portèrent cependant que sur des arbustes stériles ou à fleurs hermaphrodites en boutons (en réalité, ceux-ci paraissent souvent ne pas se développer sous l'influence vraisemblable de cécidies qui entravent également l'élongation des pédicelles floraux, les arbustes ayant été observés ainsi pendant plu-

1. R. Letouzey 6652 (Colline du Tinguelin, 5. IX. 1964, boutons floraux ⚥ avec cécidies).

Source : MNHN, Paris

sieurs mois; ces cécidies ne se retrouvent pas sur les échantillons d'Afrique occidentale).

Peu de temps après nous, J. et A. Raynal, parcourant les mêmes régions, recueillaient d'une part des échantillons analogues aux nôtres sur les collines gréseuses du Tinguelin [1], d'autre part, sur la colline granitique de Lagdo, où l'arbuste existe en abondance, et au même endroit que Ledermann, des échantillons avec fleurs typiquement mâles à 8 étamines avec style divisé en 2 stigmates foliacés, ces fleurs étant groupées en panicules axillaires assez développées. (En outre brève pilosité sous la nervure médiane des folioles, détail signalé par Engler; à noter aussi que l'arbuste atteignait ici 4 à 5 m de hauteur [2].)

Ces mêmes collecteurs recueillaient enfin sur les basses pentes des monts Alantika, massif de rochers granitiques situé à 100 km au Sud-Ouest de Garoua, des échantillons avec fleurs typiquement femelles à 8 staminodes et ovaire bipartite, ces échantillons étant caractérisés en outre par de grandes feuilles à longues folioles (Pétiole atteignant 3-4 cm, folioles atteignant 16 × 3-4 cm, nettement pétiolulées) [3].

Malgré l'absence de fruits bien développés, nous considérons que :

1° des échantillons se rapportant à l'espèce décrite par A. Engler sous le nom de *Teclea heterophylla* puis de *Toddaliopsis heterophylla*, d'après une récolte de C. Ledermann, sont à présent retrouvés.

2° que l'espèce en cause est à classer dans le genre *Vepris*, sous le nom de *Vepris heterophylla*.

3° que les feuilles sont normalement trifoliolées, assez polymorphes, avec parfois deux folioles ou plus rarement une foliole vers l'extrémité des rameaux. Les fleurs sont soit unisexuées avec 8 étamines et rudiment de gynécée à style divisé en 2 stigmates foliacés pour les fleurs ♂, avec 8 staminodes et ovaire biloculaire avec 2 ovules par loge pour les fleurs ♀, soit de type sexuel intermédiaire avec 4 étamines, 4 staminodes et gynécée bipartite plus ou moins développé. Il nous semble, dans l'état de nos observations, que les individus portent des fleurs toutes de même type sexuel, soit en inflorescences mâles en panicules grêles assez développées atteignant 5 cm de longueur environ, soit des inflorescences femelles ou hermaphrodites en panicules contractées beaucoup plus courtes (1 à 2 cm) et robustes.

4° que cette espèce est identique au *Teclea sudanica* A. Chev. d'Afrique occidentale;

5° que l'aire de cette espèce est donc à présent connue au Mali, au Ghana, au Cameroun et que son caractère endémique malien doit être étendu;

6° que *Vepris heterophylla* est essentiellement un arbuste, atteignant

1. J. et A. Raynal 12413 (Mont Tinguelin, altitude 400 m, 12. XII. 1964, boutons floraux avec cécidies).

2. J. et A. Raynal 12466 (Ladgo, rochers granitiques de la colline dominant la Benoué rive gauche, 14. XII. 1964, fleurs ♂).

3. J. et A. Raynal 13161 (Monts Alantika, Nakalba à 21 km à l'O.S.O. de Tchamba, sous l'aiguille de Saptou, altitude 500 m, 23. I. 1965, fleurs ♀).

Source : MNHN, Paris

jusqu'à 4-5 m de hauteur, affectionnant les collines tabulaires gréseuses ou les éboulis granitiques, sur collines ou sur montagnes jusqu'à 1 000-1 200 m d'altitude, en zone médio-soudanienne.

Nous ajouterons que sur les collines tabulaires gréseuses du Tinguelin, l'espèce se localise entre les fentes de rochers sur les rebords de falaise et qu'elle s'y rencontre en compagnie d'autres arbustes rupicoles héliophiles, tels *Croton zambesicus*, *Ficus lecardii*, *Ficus glumosa* var. *glaberrima*, *Haplocoelum gallaense*, *Jasminum oblusifolium*..., toutes espèces que l'on retrouve parmi les éboulis granitiques chaotiques des monts Mandara. P. Jaeger signale de même, pour les escarpements des plateaux gréseux du Mali, la présence conjointe en station rocheuse dénudée de *Croton*, *Ficus*...

Nous compléterons enfin la diagnose (A. Engler, Bot. Jahrb. **54** : 306 (1917) de l'espèce en cause comme suit :

Vepris heterophylla R. Let. comb. nov.

— *Teclea heterophylla* A. Engler
— *Toddaliopsis heterophylla* A. Engler
— *Teclea sudanica* A. Chev.

Frutex parvus (usque 5 m)... Foliolae ternatae, aliquoties binatae vel folium unifoliolatum... Foliolae usque 16 × 3-4 cm... Flores alii masculi, alii feminei, alii hermaphroditi medii. Inflorescentiae masculae graciles usque 5 cm longae, floribus staminibus 8 munitis; gynaeceum abortivum, stigmatibus foliaceis 2. Inflorescentiae femineae robustae usque 2 cm longae, floribus staminodiis 8... Flores hermaphroditi medii, staminibus 4 et staminodiis 4 praesentibus...

Lectotype ♂ : J. et A. Raynal 12466, Lagdo (cf. *supra*).

Néotype ♀ : J. et A. Raynal 13161, Nakalba (cf. *supra*).

Paratypes ⚥ (mais pathologiques) : R. Letouzey 6652, Tinguelin (cf. *supra*). — J. et A. Raynal 12413, Tinguelin (cf. supra).

Note :

Teclea campestris Engl. (Bot. Jahrb. **46** : 410 (1911) et **54** : 307 (1917) a été décrit d'après des échantillons du Nord Cameroun de la région de Garoua (Ledermann 5184 et Pistner s. n°, ann. 1906). Ces échantillons ont semble-t-il totalement disparu. Un rapprochement pourrait être fait avec les échantillons J. et A. Raynal 13161 d'après les feuilles, mais le matériel étudié par Engler ne comportait que de très jeunes inflorescences et l'auteur n'a donné aucun indice concernant l'organisation florale. Il est donc extrêmement difficile de se prononcer sur la place de *Teclea campestris* par rapport à *Vepris heterophylla*.

Source : MNHN, Paris

NOTE SUR LES GRAMINÉES DE MADAGASCAR. IV.

par J. Bosser,

Directeur de recherches à l'ORSTOM

Résumé : Les espèces du genre *Cynodon* A. Rich. à Madagascar, combinaison et synonymies nouvelles.

Summary : The genus *Cynodon* A. Rich. in Madagascar, with a new combination and new synonyms.

CYNODON A. Rich A MADAGASCAR

Ce genre compte, à notre sens, quatre espèces dans la Grande île : deux espèces naturalisées, une endémique, une espèce d'introduction récente.

Cynodon dactylon (L). Pers.

Syn. Pl. **1** : 85 (1805).
— *C. Coursii* A. Cam., Not. Syst. **16**, 3-4 : 323 (1960), **syn. nov.**
— *C. dactylon* (L.) Pers. var. *alaotrensis* A. Cam., loc. cit., **syn. nov.**
— *C. dactylon* (L.) Pers. var. *imerinensis* A. Cam., loc. cit. : 324, **syn. nov.**

Cosmopolite de régions tropicales et tempérées, existant partout dans l'île en plus ou moins grande abondance. Grande faculté d'adaptation à des milieux divers et présentant de ce fait des aspects très variés.

Les caractères des inflorescences et des épillets restent relativement constants mais, le port, la vigueur de la plante, le développement foliaire, la pilosité, sont variables.

Les conditions écologiques de la station sont déterminantes. Sur sol suffisamment frais mais non inondé, la plante est gazonnante : stolons à entre-nœuds assez courts, appliqués sur le sol et enracinés aux nœuds. Si la station est sèche, les plantes ont des tiges et des stolons plus grossiers, à entre-nœuds plus longs; les stolons sont en arceaux et irrégulièrement enracinés. Il n'y a plus formation d'un gazon continu. Dans certains cas, en station temporairement humide, avec période d'inondation assez longue pendant la saison de pousse, les stolons ne peuvent s'enraciner normalement et sont alors dressés donnant à la plante une allure cespiteuse rappelant les formes de station sèche. Ceci peut s'observer dans l'ouest par exemple (environs de Majunga, d'Antsalova), dans de petites

Source : MNHN, Paris

dépressions rassemblant l'eau en période de pluies. A l'intérieur de la dépression on observe du *Cynodon dactylon* en touffes, à tiges grossières et dressées, alors que sur le bourrelet marginal exondé, la plante a son port habituel à stolons couchés et radicants.

Observation du même ordre dans la région du lac Alaotra; sur alluvions basses à période d'inondation longue, port en touffes à tiges dressées, peuplement parfois dense mais non gazonnant; sur alluvions récentes fraîches mais non inondables et colluvions de bas de pente, port gazonnant à stolons couchés; sur alluvions anciennes, plus élevées, plus sèches et plus pauvres, port en touffes à tiges dressées et à stolons grossiers irrégulièrement enracinés. C'est cette dernière forme qui a servi à décrire *Cynodon Coursii* A. Cam.

Cynodon dactylon (L.) Pers. var. *alaotrensis* A. Cam. est une forme gazonnante de bas de pente, à stolons couchés, à feuilles très pileuses et à lemma des fleurs courtement mucronulée. *Cynodon dactylon* (L.) Pers. var. *imerinensis* A. Cam. est une forme des plateaux croissant en station fraîche, gazonnante, à feuilles plus fines que la précédente et à pilosité éparse plus réduite.

Dans l'état actuel des choses, nous pensons qu'il est préférable de considérer ces différentes formes comme appartenant à l'espèce globale *Cynodon dactylon* (L.) Pers. Il est vraisemblable qu'il existe des biotypes différents avec leurs exigences écologiques particulières. Ceci pourra être ultérieurement mis en évidence par des études caryologiques et écologiques et par l'expérimentation en station.

Cynodon arcuatus J. S. Presl. ex C. B. Presl.

Rel. Haenk, **1** : 290 (1830).
— *C. leptochloides* Steud., Syn. Pl. Glum. **1** : 423 (1854), **syn. nov.**

Cette espèce existe dans la partie N. O. de Madagascar où on la rencontre sporadiquement dans les cultures ou au bord des chemins (Sambirano, environs de Majunga et d'Ambato-Boeni, Nosy-be, station type de *C. leptochloides* Steud.). Son introduction nous paraît être assez ancienne. Elle peut être confondue avec *Cynodon dactylon* mais se distingue de cette espèce par l'absence de rhizomes, des racèmes plus grêles et flexueux, des épillets plus petits (2 mm), à glumes généralement plus courtes, une ligule constituée par une courte membrane ciliolée.

Elle existe aussi aux îles Comores. Elle a été décrite des Philippines (Luzon) et signalée en Asie (Indes, Viet-nam). Les échantillons malgaches ont d'abord été considérés comme appartenant à une espèce endémique et décrits sous le nom de *Cynodon leptochloides* Steud. Mais ils sont très semblables à ceux provenant de Luzon ce qui nous a conduit à confondre les deux espèces.

Cynodon Poissonii (A. Cam.) J. Bosser, comb. nov.

— *C. transvaalensis* Burtt-Davy subsp. *Poissonii* A. Cam., Bull. Soc. Bot. Fr. **105**, 5-6 : 245 (1958).

Source : MNHN, Paris

Petite espèce croissant autour des marigots saumâtres et sur les sables dans le S. O. et le S. et formant des gazons ras et denses. Mlle Camus, qui ne disposait que d'un mauvais échantillon, avait rattaché la plante malgache au *Cynodon transvaalensis* Burtt-Davy. En fait elle est assez nettement différente. *Cynodon transvaalensis* a le plus souvent 2 racèmes (rarement 3), des feuilles fines et étroites à 3 nervures principales; c'est, d'autre part, une plante rhizomateuse. *Cynodon Poissonii* a seulement des stolons, une inflorescence à 2-4 racèmes qui se réfléchissent à maturité. Le port est différent; c'est une plante plus robuste à stolons et tiges plus épais, à feuilles moins fines ayant davantage de nervures latérales; elles peuvent être densément pileuses et la ligule est toujours longuement ciliée.

Le fait qu'il est uniquement stolonifère distingue *C. Poissonii* de *C. Magennisii* Hurcombe. Cette dernière espèce est d'ailleurs considérée par son auteur comme un hybride entre *C. transvaalensis* et *C. dactylon*.

Finalement, c'est avec *C. Bradleyi* Stent que *C. Poissonii* a le plus de traits communs : absence de rhizomes, pilosité abondante des feuilles de certains échantillons, nombre des racèmes.

Mais il s'en distingue nettement par des épillets plus petits (2 mm au lieu de 2,5 mm) dont la rachéole est toujours prolongée et porte parfois un rudiment de fleuron (elle est le plus souvent absente chez *C. Bradleyi*), la ligule longuement pileuse, les racèmes réfléchis à maturité (caractère qui n'est pas noté pour *C. Bradleyi*). *C. Bradleyi* était considéré par son auteur comme un hybride naturel entre *C. dactylon* et *C. hirsutus* Stent. Les travaux de Hurcombe ont ultérieurement établi qu'il s'agit, en fait, d'une espèce bien caractérisée.

Cynodon plectostachyus (K. Schum) Pilger

Engl. Jahrb. **40** : 82 (1907).

Espèce introduite récemment pour ses qualités fourragères. Cultivée en stations (Sakay, environs de Tananarive, Lac Alaotra). Ne se rencontre pas actuellement en dehors des cultures. Elle est originaire du Kenya et Tanganyika. C'est une espèce robuste qui se distingue par une inflorescence non strictement digitée à axe du rachis plus ou moins allongé, la pubescence des épillets et un développement foliaire plus important que le *Cynodon dactylon*, ce qui le rend intéressant en tant que fourrage.

Bibliographie

Burtt-Davy, J. — New and noteworthy south african plants. III. Kew Bull. : 278-284 (1921).

Camus, A. — Espèces, sous espèces et variétés nouvelles de Graminées malgaches. Bull. Soc. Bot. Fr. **105**, 5-6 : 244-246 (1958).

— Espèces et variétés nouvelles du genre *Cynodon*. Not. Syst. **15**, 3-4 : 323-324 (1960).

Source : MNHN, Paris

HURCOMBE, R. — A cytological and morphological study of cultivated *Cynodon* species The Journ South Afric. Bot. **13,** 2 : 107-116 (1947).

ROCHECOUSTE, E. — Studies on the biotypes of *Cynodon dactylon* (L.) Pers. I. Botanical investigations. Weed research **2,** 1 : 1-23 (1962).

— Studies of the biotypes of *Cynodon dactylon* (L.) Pers. II. Growth response to trichloroacetic and 2,2 — dichloropropionic acides, Weed research **2,** 2 : 136-145 (1962).

STENT, S.M. — South african species of *Cynodon*. Bothalia **5,** 2 : 274-288 (1932).

Source : MNHN, Paris

ESSAI D'UNE TAXINOMIE FOLIAIRE DANS LA TRIBU DES *BAUHINIEAE*

par Gérard Cusset

« La moindre feuille peut donner matière à des observations et à des réflexions toujours nouvelles ».

Leçons de la Nature, **1** : 195 (1827)
Cousin-Despreaux

Au cours de nos recherches sur la feuille du type Dicotylédone, nous avons été amené à réétudier le problème classique [1] de la feuille de *Bauhinia*. Cet examen a porté sur la totalité des échantillons de *Bauhinieae* du Muséum de Paris [2]; il nous a conduit à nous écarter très sensiblement du dilemme où s'enferment traditionnellement les morphologistes : la feuille primitive de cette tribu est-elle « entière » ou « monojuguée »?

On trouvera dans une autre publication, en préparation, l'interprétation morphologique que nous proposons, après un examen reposant sur la morphologie comparée, l'anatomie, la tératologie et l'ontogénie de cette tribu.

Il nous a cependant paru intéressant de souligner dès à présent quelques faits d'observation qui ne semblent pas avoir été connus de nos prédécesseurs et qui ont d'importantes implications phylogéniques et phytogéographiques.

I. LES DIFFÉRENTS TYPES FOLIAIRES DES *BAUHINIEAE*

A. TYPES FOLIAIRES DU GENRE CERCIS L.

Dix-huit espèces de *Cercis* ont été décrites. En fait, il ne semble s'agir, pour certaines d'entre elles, que de variations de peu d'importance. En particulier, la pulvérisation des *Cercis* américains opérée par Greene (1912), — *C. canadensis* L. fait place à sept « espèces nouvelles » —, paraît impossible à soutenir. Nous retiendrons comme « bonnes espèces » :

1. Une étude bibliographique nous a montré que vingt-quatre morphogistes se sont intéressés, de façon détaillée, à cette question, parfois à plusieurs reprises.

2. Nous exprimons notre très vive reconnaissance à Monsieur le Professeur Aubréville, Directeur du Laboratoire de Phanérogamie, qui nous a autorisé à consulter les riches collections de cet établissement, et à ses assistants pour les amicales conversations que nous avons eues.

Source : MNHN, Paris

Cercis canadensis L., *C. chinensis* Bunge, *C. Griffithii* Boiss., *C. racemosa* Oliv., *C. Siliquastrum* L. et *C. reniformis* S. Wats. Nous avons pu examiner des échantillons de cinq d'entre elles.

La feuille de *C. chinensis* Bunge (Pl. 1, fig. 1) est « unifoliolée », au moins à première vue, généralement entière et « acuminée ». En réalité, elle possède toujours un « mucron » terminal, très net dans les feuilles jeunes, surtout quand elles sont émarginées. Ce « mucron » est rapidement caduc, mais on reconnaît son emplacement, dans la feuille adulte, à la persistance d'un *pulvinus* [1], coussinet bien visible au sommet de la nervure médiane. Cette dernière est nettement plus importante que les latérales issues de la base.

Cercis racemosa Oliver a également des feuilles terminées par un « mucron » bien net. Elles ne sont que rarement émarginées.

Cercis Siliquastrum L. possède, sur ses très jeunes feuilles, un « mucron » terminal qui semble atteindre sa taille définitive quand le limbe a environ 2 mm. Il est rapidement caduc. Les nervures basales sont aussi importantes que la nervure médiane.

Cercis canadensis L. montre, chez les échantillons du Nord et de l'Est des États-Unis, un petit « mucron » dans les feuilles très jeunes. Quand on se rapproche de l'aire de *C. reniformis* S. Wats. auquel *C. canadensis* semble passer insensiblement, il n'est plus possible de trouver la présence d'un « mucron », même dans des feuilles très jeunes. Simultanément, les nervures basales deviennent très marquées et plus importantes que la médiane. *C. reniformis* est manifestement déprouvu de « mucron ».

Disons, sans en apporter ici la preuve, que le « mucron » des *Cercis*, quand il existe, est identique, en tous points, au mucron de *Bauhinia aurea* Léveillé. On sait que Mlle Tran (1965) a montré, dans ce dernier cas, que le « mucron » possède une symétrie bilatérale et une zone d'abcission basale, que sa nervation apparaît à partir de points nodaux qui lui sont propres, bref, qu'il s'agit d'une véritable foliole terminale.

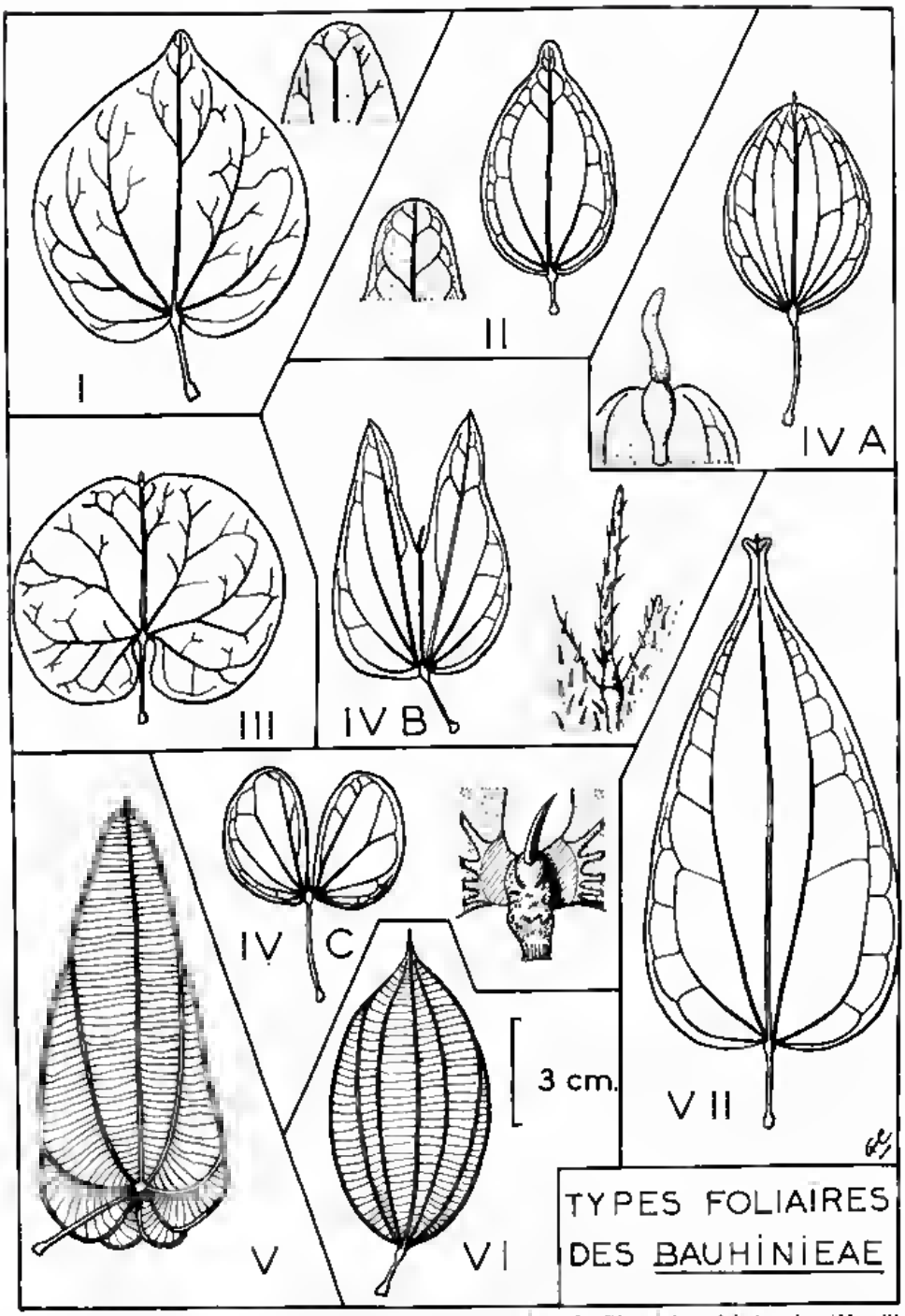
Remarquons également l'importance variable des nervures basales par rapport à la nervure médiane. Dans les espèces asiatiques, la nervure médiane est nettement prépondérante, alors que dans les espèces américaines les basales sont les plus importantes. Chez *Cercis Siliquastrum* L., l'espèce « européenne », les nervures sont sensiblement de même diamètre. Nous reviendrons sur ces observations.

B. TYPES FOLIAIRES DU GENRE GRIFFONIA BAILL.

Fries, dès 1909, a souligné la ressemblance entre elles des feuilles des différentes espèces de ce genre. Il convient, cependant, de préciser qu'elles possèdent presque toutes un « mucron » terminal identique à celui des *Cercis*. Désormais nous nommerons cette partie « *appendice*

1. D'après la définition de Link (1824), créateur du terme, le *pulvinus* est une petite protubérance sous la cicatricule de chute des feuilles. A l'exemple de nombreux botanistes nous étendons légèrement l'acception de ce mot.

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — Exemples de types foliaires chez les *Bauhinieæ*; I, *Gigasiphon dolichocalyx* (Merrill 531); II, *Bauhinia Poiteauana* (R. J. Froes 25839); III, *Cercis chinensis* (Pratt 149); IV A, *Bauhinia Spruceï* Benth.; B, *B. forficata* (Glaziou 8411); IV C, *B. diphylla* (Pierre 5991); V, *B. smilacifolia* (Burchell 8076); VI, *B. cinnamomea* (Martin, s. n., type); VII, *B. longicuspis* (Glaziou 9758). L'échelle est la même pour tous les dessins de feuille entière.

Source : MNHN, Paris

caduc » pour le distinguer des véritables mucrons que l'on rencontre chez quelques *Bauhinieae*, comme nous le verrons.

Par ailleurs, il existe quelques légères différences entre les feuilles des diverses espèces. C'est ainsi que, chez *Griffonia physocarpa* Baill., les feuilles sont « rein fiedernervige » comme l'écrit FRIES, alors que dans *G. speciosa* (Welw.) Taub. elles possèdent des nervures basales atteignant les deux-tiers de la longueur du limbe, beaucoup plus importantes que les latérales issues de la médiane. Remarquons également que les feuilles de *G. simplicifolia* (Vahl) Baill. ne possèdent pas, sauf exception, d'appendice caduc. Nous reviendrons sur cet intéressant caractère.

C. TYPES FOLIAIRES DU GENRE BAUHINIA L.

Précisons tout d'abord que nous envisageons ici le genre *Bauhinia* tel qu'il a été défini par LINNÉ, acception récemment reprise par HUTCHINSON (1964) c'est-à-dire *sensu latissimo*. On sait que les caractères floraux ne permettent pas une subdivision satisfaisante de ce très vaste genre. Nous verrons si les résultats de l'étude des feuilles peuvent apporter des indications.

1. TYPES FOLIAIRES DES *GIGASIPHON*

Six espèces de *Bauhinia* ont été rangées dans le genre (ou section) *Gigasiphon* : *B. ampla* Span., *B. dolichocalyx* Merrill, *B. Gossweileri* Bak. f., *B. Humbloliana* Baillon, *B. macrosiphon* Harms et *B. Schlechleri* Harms. Nous n'avons pu examiner ni *B. ampla* ni *B. Schlechleri*, mais une description détaillée de ces deux espèces a été récemment donnée par DE WIT (1956).

Par ailleurs, la figure XLII des *Caesalpinioideae* par TORRE et HILLCOAT, du *Conspectus Florae Angolensis* d'EXELL et MENDONÇA, attribue une nervation très curieuse à « *Adenolobus mossamedensis* Torr. et Hillc. ». Rappelons que ce genre résulte d'une fragmentation de *Bauhinia, sensu* L. Cette nervation pourrait inciter à rapprocher l'espèce en question des *Gigasiphon*. Dans les doubles non classés des *Caesalpinioideae* de Paris, nous avons rencontré un beau matériel d'une collecte de 1937 faite par HUMBERT très près de Moçamedes (HUMBERT 16468). Il correspond parfaitement à la diagnose d'*Adenolobus mossamedensis*. Sa feuille ressemble beaucoup à celle des habituels *Bauhinia* « bilobés » et n'a certainement pas la nervation qui lui a été attribuée par le dessinateur de la figure XLII. Nous craignons qu'il ne s'agisse simplement d'une interprétation audacieuse de feuilles mal séchées.

D'autre part, à notre avis, c'est à tort que *Bauhinia Gossweileri* Bak. f. a été rangé par TORRE et HILLCOAT dans le genre *Gigasiphon*. Ces auteurs n'indiquent d'ailleurs pas quels arguments justifieraient cette combinaison nouvelle. Il s'agit, comme l'a écrit PELLEGRIN, « d'une très grande liane à rameaux munis de crochets circinés »; or la clef donnée par DE WIT considère que les *Gigasiphon* n'ont pas de vrille. Par ailleurs

Source : MNHN, Paris

c'est ainsi que Drake del Castillo (1902) définit les *Bauhinia* et *Gigasiphon*, dans le passage où il crée le genre *Gigasiphon* :

« *Bauhinia :* Fleurs grandes ou moyennes, irrégulières; tube du calice allongé, étamines fertiles en nombre variable; anthères versatiles; gousse aplatie; folioles unijuguées unies en une seule plus ou moins profondément bilobée.

Gigasiphon : Fleurs grandes, irrégulières; tube du calice très allongé; folioles unies en une seule, entière; le reste comme dans le genre précédent ».

Plus loin il revient sur cette distinction en écrivant : « Ce genre *(Gigasiphon)* spécial à Madagascar, diffère du *Bauhinia* par le tube de son calice qui est très allongé (20-25 cm) et par ses feuilles entières ». Comme l'avait déjà remarqué Brenan (1963), « the description of the raceme as more than 50 cm. long is not supported by the specimen''. Nous avons rencontré dans les doubles non classés de l'herbier de Madagascar du Muséum de Paris, une récolte (Service forestier 11.411) qui montre le peu de différence existant entre *Gigasiphon Humblolianum* (Baill.) Drake, à laquelle elle appartient, et les *Bauhinia*, au point de vue morphologie florale. On voit qu'en définitive, le trait distinctif le plus net est bien la forme des feuilles.

Or la forme foliaire des *Gigasiphon* est bien caractéristique, et nettement différente de celle de *Bauhinia Gossweileri*. Aussi excluons-nous cette espèce de ce genre (ou section). Si la clef donnée par De Wit pouvait être généralisée, ce serait plutôt au « genre » *Lasiobema* qu'il faudrait la rapporter.

Nous rangerons donc cinq espèces dans les *Gigasiphon*, et l'on peut dire avec De Wit, que le taxon, ainsi délimité, "with its large flowers, regularly developped stamens, peculiar bud-tips, ... and exceptional receptacle, may be seen as of a great age and primitive, probably related to the ancestral taxa of *Bauhinia*''. Il paraît donc intéressant d'en examiner le type foliaire, d'autant plus qu'il ne correspond pas aux types habituellement décrits chez les *Bauhinia :* "it is to be noted that the leaf shows no apparent connection with the bilobed or unijugate leaf commonly found in *Bauhiniae*'' (De Wit).

La feuille de *Bauhinia dolichocalyx* Merrill (Pl. I, fig. I) est unifoliolée, entière. Elle possède sept nervures divergeant de sa base cordiforme. Chacune de ces nervures porte sur ses deux côtés des nervures d'ordre deux, bien nettes. Il faut souligner que la nervure médiane a le plus fort diamètre et qu'elle se termine de façon dichotome. D'après les descriptions détaillées qu'en donne De Wit, *B. ampla* Span. et *B. Schlechteri* Harms ont des feuilles tout à fait semblables.

Bauhinia Humbloliana Baillon a également une feuille unifoliolée, entière, à nervures de premier ordre sensiblement égales; mais sa feuille s'atténue en un long acumen où se terminent la nervure médiane et deux nervures latérales. La feuille de *B. macrosiphon* Harms est très semblable.

On peut dès maintenant remarquer que ce sont les espèces africaine et malgache qui ont des acumens alors que les espèces indo-malaises en

Source : MNHN, Paris

sont dépourvues. Nous reviendrons sur cette manifestation de défoliarisation apicale.

2. LA FEUILLE DE *BAUHINIA SMILACIFOLIA* BURCH.

Bauhinia smilacifolia Burch. ex Benth. in Mart., endémique de l'État de Goias, au Brésil, montre un type foliaire très inhabituel chez les *Bauhinieae*.

Sa feuille, de grande taille, est, en apparence, entière et unifoliolée; mais son apex porte un appendice caduc net, supporté par un petit *pulvinus* (Pl. 1, fig. V). Par ailleurs, elle ne possède que des nervures d'ordre un, nervilles mises à part, et ces nervures deviennent marginales sur la plus grande partie de leur longueur. Cette disposition nervuraire (rappelant celle de certaines Aroïdées) et la présence d'un appendice caduc en font un type très original que l'on ne peut, à notre connaissance, rapprocher d'aucune autre feuille de type dicotylédone ou monocotylédone. Il est incontestablement très évolué.

3. LES *BAUHINIA* « TRICUSPIDÉS »

Sous ce nom, nous rangerons quatre espèces, endémiques de la région du Rio Negro. Elles possèdent toutes quatre un appendice caduc terminal entre deux véritables mucrons innervés par des nervures latérales. Il convient de noter que ce sont les seules nervures d'ordre deux issues de la nervure médiane, et, d'autre part, que les nervures basales ne pénètrent pas dans les véritables mucrons.

Bauhinia conferliflora Benth. in Mart. et *B. Huberi* Ducke ont des feuilles assez largement ovales, cordées à leur base. A leur extrémité supérieure, elles sont contractées avant les vrais mucrons.

Au contraire, les feuilles de *B. longicuspis* Spruce ex Benth. in Mart, (Pl. 1, fig. VII) et de *B. viridiflorens* Ducke sont longuement atténuées au sommet. Dans ces deux espèces l'innervation des mucrons véritables s'effectue également à partir de nervures dépendant de la médiane.

Il n'est pas possible, d'après ce dernier caractère, d'admettre que ces vrais mucrons correspondent aux lobes latéraux d'une feuille bilobée. En effet, ceux-ci possèderaient des nervures d'ordre deux, issues de la base de la feuille, et, au moins en apparence, semblables à la nervure médiane.

4. LA FEUILLE DE *BAUHINIA CINNAMOMEA* DC.

Ce *Bauhinia*, endémique des Guyanes, possède une feuille à nervation campylotrope, avec des nervilles très régulièrement perpendiculaires aux nervures (Pl. 1, fig. VI). Les deux nervures les plus basales sont marginales sur une grande partie de leur longueur. Il est muni d'un appendice caduc souvent peu visible. Ce type n'est pas fondamentalement éloigné de la feuille de *B. smilacifolia*.

Source : MNHN, Paris

5. LES *BAUHINIA* DÉPOURVUS D'APPENDICE CADUC

Un certain nombre d'espèces de *Bauhinia*, après un examen très minutieux à la loupe binoculaire, ne nous ont montré, à l'apex de leurs feuilles, aucune trace d'un appendice, ou d'une cicatrice de chute. Il nous semble, par conséquent, que nous devons admettre qu'il s'agit de plantes réellement dépourvues d'appendice caduc.

Par ailleurs, il faut souligner nettement que tous ces *Bauhinia* ont des feuilles, unifoliolées, entières, — ce qui n'est pas le cas de la très grande majorité des espèces de ce groupe, — et une innervation différente de celle des *Gigasiphon*. Ceux-ci ont des feuilles cordiformes à nervures basales portant sur leurs deux côtés des nervures latérales souvent libres à leur extrémité. Au contraire, les *Bauhinia* que nous allons citer, ont des feuilles arrondies ou atténuées à leur base, avec des nervures basales ne portant de nervures qu'à leur côté externe. Ces nervures latérales sont toutes anastomosées en arceaux très réguliers. Nous considérons qu'il s'agit d'un type foliaire particulier. Nous l'avons rencontré chez :

— *Bauhinia Bonii* Gagnep. in Lec., *B. calycina* Pierre ex Gagnep. in Lec. et Finet, *B. cardinalis* Pierre ex Gagnep., *B. integrifolia* Roxb., *B. sp.* (Eberhardt 3223 et Cavalerie 3678), pour l'Asie.

— *Bauhinia caudigera* Blake, *B. Kunthiana* Vog., *B. Maximiliani* Benth. in Mart., *B. Poileauana* Vog. (Pl. 1, fig. 11), *B. rutilans* Spruce ex Benth. in Mart., et *B. smilacina* Steud., pour l'Amérique du Sud.

Ce type foliaire ne semble pas exister dans d'autres *Bauhinia*. Il est remarquable de constater que les espèces américaines de ce type ont dix étamines alors que les espèces asiatiques en ont trois. Nous reviendrons sur ce point.

6. LES *BAUHINIA* A FEUILLES ENTIÈRES AVEC UN APPENDICE CADUC

Nous avons rencontré vingt-quatre espèces dont la feuille, très semblable à première vue à celle des plantes décrites au paragraphe précédent, est munie d'un appendice caduc :

— *B. scandens* L., *B. Clemensorum* Merrill *corr.* Gagnep., *B. cornifolia* Bak. in Hook. f., *B. hunanensis* Hand. — Mazz et *B. subrhombicarpa* Merrill en Asie;

— *B. açuruana* Moric., *B. Bongardii* Steud., *B. lamprophylla* Harms in Engl., *B. scala-simiae* Sandwith et *B. Spruceі* Benth. in Mart. pour l'Amérique du Sud;

— *B. strychnoidea* Prain ex King, *B. lubicalyx* Craib, *B. pyrrhoneura* Korth., *B. Wrayi* Prain, *B. Elmeri* Merrill, *B. lambiana* Bak. f., *B. lucida* Wall. ex Bak. in Hook. f., *B. menispermacea* Gagnep. in Lec., *B. scarlatina* Back. ex Cammer. et *B. Posthumi* (de Wit) Cusset[1], en Indo-Malaisie;

— *B. fassoglensis* Kostchy ex Schweinf., *B. Gossweileri* Bak f.[2] et *B. garipensis* E. Mey. en Afrique;

— *B. madagascariensis* Desv. à Madagascar.

1. Voir nos conclusions générales, à la fin de cet article.
2. Cf., *supra*, le passage consacré aux *Gigasiphon*.

Source : MNHN, Paris

7. LES *BAUHINIA* A FEUILLE « BIFOLIOLÉE »

Il s'agit là du qualificatif passablement erroné, traditionnellement accordé à ces espèces. Il ne faut pas, en effet, oublier que tous les *Bauhinia* possèdent sur leur pétiole, à sa base, un « basal joint » et, au sommet un « distal joint » (Van Der Pijl). Les morphologistes s'accordent, en général, à reconnaître que la feuille de ce genre est « unifoliolée » à cause de la présence de ces formations. Van Der Pijl, qui donne une intéressante discussion de ce point, admet que « the value.. is not unequivocal ». La présence de deux articulations sur un seul pétiole nécessite une explication. Van Der Pijl propose, de façon séduisante, « a growth-zone intercalated between two parts of the simple pulvinus ». Malheureusement, les observations ontogéniques que nous avons effectuées sur *B. purpurea* L. (à feuille « bilobée ») montre que le pétiole s'individualise avant que ne se forment les deux « pulvinus ». Par ailleurs des cas tératologiques que nous avons observés, ainsi que des considérations purement morphologiques, nous amènent à estimer que cette feuille a une structure complexe, est « composée de folioles coalescentes ». Nous développerons ailleurs cette opinion.

Quoi qu'il en soit, il faut marquer que, chez les *Bauhinia*, les feuilles « bifoliolées » ont simplement deux parties symétriques directement insérées sur le pétiole et non coalescentes entre elles. Il serait naïf de croire que chacune de ces parties est une simple foliole, telle que celles des *Afzelia*, par exemple.

Ont des feuilles « bifoliolées » :

— *B. carcinophylla* Merrill, *B. diphylla* Buch. Ham. in Symes (Pl. 1, fig. IV C), *B. penicilliloba* Pierre ex Gagnep. in Lecomte et *B. yunnanensis* Franch., en Asie;

— *B. Bruyonii* (Britt. et Rose) Stendl., *B. guianensis* Aubl., *B. Hassleriana* Chodat, *B. hymenaefolia* Triana ex Hemsl., *B. maculata* Ten., *B. microphylla* Vog., *B. pes-caprae* Cav., *B. splendens* H.B.K., *B. superba* Steud., *B. tenella* Benth. in Mart., *B. xanthophylla* Poepp., en Amérique du Sud et du Centre;

— *B. binata* Blanco (« *binnata* »), *B. Winitii* Craib, *B. foraminifer* Gagnep., *B. diptera* Blume ex Miq., *B. Cunninghamii* Benth. et *B. Carronii* F. Muell. en Indo-Malaisie et en Australie;

— *B. Exellii* Torre et Hillcoat, les feuilles de certains échantillons de *B. rufescens* Lamk., en Afrique;

— *B. Grandidieri* Baill. et *B. Pervilleana* Baill., à Madagascar.

8. LES *BAUHINIA* A FEUILLE « BILOBÉE »

La très grande majorité des *Bauhinia* présente des feuilles de ce type. Sur 250 espèces environ, que nous avons examinées, près de 200 avaient ce type. Bien que des révisions de ce genre soient fort souhaitables (celle de De Wit est très partielle), et que des regroupements paraissent indispensables, une telle proportion montre bien la prépondérance manifeste de cette morphologie foliaire.

Source : MNHN, Paris

Toutes ces espèces sont munies d'un appendice caduc tel que celui décrit par Mlle Tran chez *B. aurea* Léveillé. Il s'agit d'un caractère important qui fait, en partie, l'originalité de cette tribu. Nous tenons à le souligner.

9. TYPES DE TRANSITION

Quelque soin que nous ayons mis à pratiquer des coupures naturelles dans ces divers types foliaires, il reste quelques rares cas de feuilles faisant transition entre les formes que nous avons décrites. Leur intérêt est grand; elles permettent, en effet, de saisir la filiation des types que nous avons définis.

a) Le spécimen Bodinier 870

C'est une plante récoltée à Hong-Kong et rapportée à *Bauhinia Championii* Benth. Nous n'avons pas disséqué sa fleur, mais ses feuilles ne sont pas entièrement semblables à la figure donnée par Hui-lin-Li pour cette espèce. Nous ignorons, malheureusement, d'où provenait cette plante cultivée à Hong-Kong[1]. L'aire de cette espèce s'étend de Taïwan à la partie sud de l'Indochine, en passant par le Kouang Si. Nous ne pouvons donc dire s'il s'agit d'une variété géographique ou de deux plantes voisines.

Cet exsiccata présente néanmoins un grand intérêt; sur le même rameau coexistent des feuilles munies d'un appendice caduc terminal et d'autres qui en sont dépourvues, même après l'examen le plus minutieux. Nous serons donc amenés à nous interroger sur ce cas quand nous étudierons les divers types foliaires.

b) Feuilles « bilobées » et « bifoliolées »

Il faut également noter que, lorsque l'on possède un échantillonnage assez large, il n'est pas exceptionnel d'observer, dans une même espèce aussi bien des feuilles « bilobées » que des feuilles « bifoliolées ». Par exemple, le type de *Bauhinia goyazensis* Harms (Glaziou 21012) a des feuilles qui ne sont pas tout à fait divisées jusqu'à leur base, alors que le spécimen Weddell 1977 est parfaitement « bifoliolé ». Cependant tout laisse à penser que ces deux plantes sont bien cospécifiques. Nous avons fait des observations comparables pour *B. curvula* Benth., *B. Riedeliana* Bong. et *B. rufescens* Lam.

c) Feuilles « bilobées » et « entières avec un appendice caduc »

Dans cinq cas, différents échantillons d'une même espèce nous ont montré des termes de passage entre les feuilles « entières » et les feuilles

1. Notons que Bentham a pris pour type de ce taxon une plante de Hong-Kong.

Source : MNHN, Paris

« bilobées » (toutes munies d'un appendice caduc). Il s'agit de *Bauhinia Kockiana* Korth., *B. ferruginea* Roxb. non D. Dietr. *B. Finlaysoniana* Grah. in Wall., de *B. Williamsii* F. Muell. et *B. bidenlala* Jack.

d) Le spécimin Ducke 20324 :

Cet échantillon, conservé à Utrecht est très voisin de *B. conferliflora* Benth., in Mart., mais sa feuille n'est pas tricuspidée à son sommet, et semble ne posséder aucune sorte de mucron. Ce serait un type de transition entre les *Bauhinia* tricuspidés et ceux à feuille entière sans appendice caduc.

D. CONCLUSIONS : LES TYPES FOLIAIRES DES BAUHINIEAE

Jusqu'à présent, ainsi que le rappelle Van Der Pijl dans sa synthèse, les feuilles des *Bauhinieae* ont été rangées en trois types :

— feuille « simple » (ou « unifoliolée »);
— feuille « bilobée » (ou « butterfly-shaped »);
— feuille « bifoliolée »,

et les morphologistes se sont interrogés sur la phylogénie de ces trois types, seulement : « it seems possible to consider the three types as transformations of a simple one... now, the question arises which type is the original one » (Van Der Pijl).

Comme nous venons de le voir, il y a là une vue par trop simplifiée de la complexité foliaire de ce taxon. Il est d'ailleurs surprenant de voir le très petit nombre d'espèces connues des morphologistes ayant étudié cette question (5 espèces pour Velenowsky — dont les travaux sont traditionnellement repris dans les traités[1], et 15 espèces pour Van Der Pijl). Ayant examiné 250 espèces environ, nous avons pu observer des types foliaires beaucoup plus nombreux que ceux décrits par ces auteurs. Nous reconnaissons en effet :

— type I : la feuille des *Gigasiphon*, sans appendice caduc, avec des nervures basales portant sur leurs deux côtés des nervures non ou peu anastomosées entre elles (nervation craspédodrome).

— type II : feuille sans appendice caduc, à nervures basales portant uniquement du côté externe des nervures anastomosées en arceaux réguliers (nervation broquidodrome). Ce type existe chez douze *Bauhinia*, chez *Griffonia simplicifolia* (Vahl) Baill. et *Cercis reniformis* S. Wats.

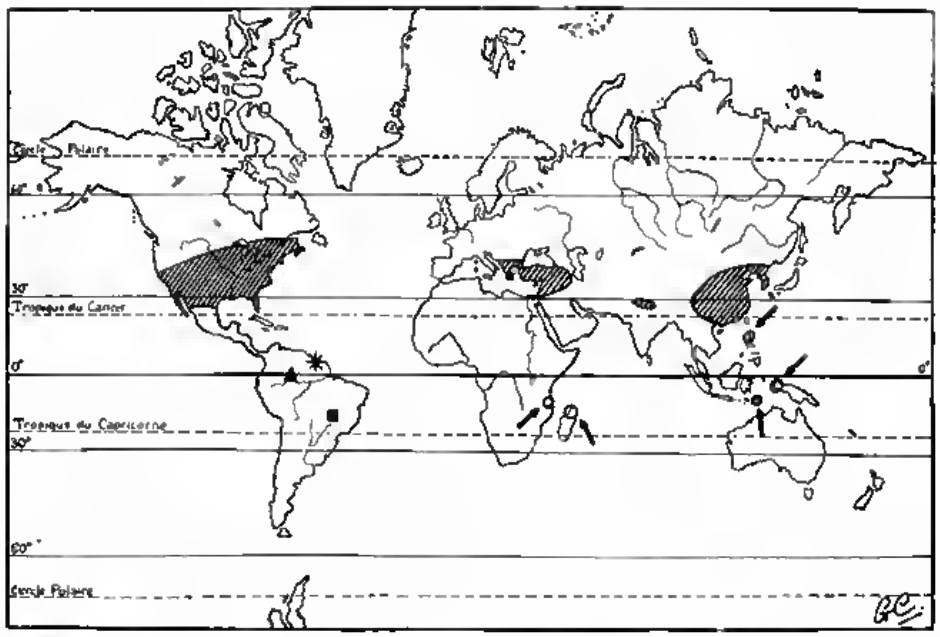
— type III. : la feuille des *Cercis* (sauf *Cercis reniformis)*, à appendice caduc, et à nervation semblable à celle du type I.

— type IV : feuille munie d'un appendice caduc, à nervation semblable à celle du type II. Il faut le diviser en :

— sous-type A : feuille « entière » (*Bauhinia* et *Griffonia*)

1. Les décalques successifs de la figure de Velenowsky, déjà passablement inexacte, n'ont pas contribué à rapprocher la figuration de la réalité.

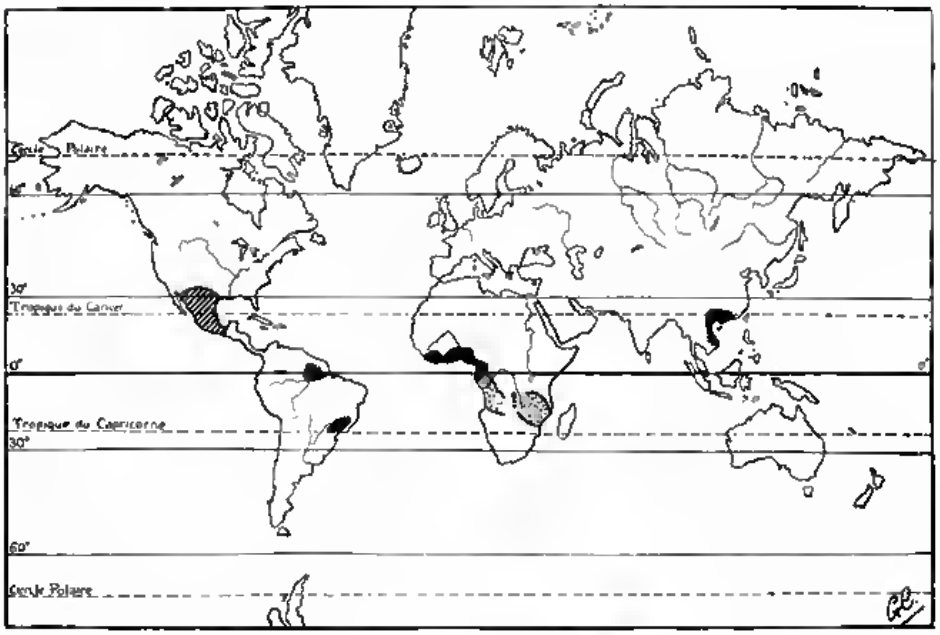
Source : MNHN, Paris



CERCIS (III) Carte 1 ▲ BAUHINIA (VII)

→o GIGASIPHON (I) ■ BAUHINIA (V)

✱ BAUHINIA (VI)



BAUHINIA Carte 2 CERCIS

GRIFFONIA ZENKERELLA

AIRE DU TYPE II

Carte I. — Aires de répartition de *Bauhinieae* de types foliaires variés (*Cercis* de type III, *Gigasiphon* de type I, *Bauhinia* des types V, VI et VII). Carte 2. — Aire de répartition des *Bauhinieae* de type foliaire II. On notera combien cette aire est disjointe. L'aire du genre *Zenkerella* est donnée à titre indicatif.

Source : MNHN, Paris

— sous-type B : feuille « bilobée » (*Bauhinia* et *Piliostigma*[1])
— sous-type C : feuille « bifoliolée » (24 *Bauhinia*)
— type V : la feuille de *Bauhinia smilacifolia* Burch.
— type VI : la feuille de *Bauhinia cinnamomea* DC (nervation acrodrome)
— type VII : les feuilles tricuspidées de quatre *Bauhinia*.

Il existe comme nous l'avons dit, des types de transition entre :
— types III et IV A (*Cercis canadensis* L.)
— types II et IV A (dans Bodinier 870)
— types IV A et IV B d'une part, IV B et IV C, d'autre part.
— types VII et II (Ducke 20324).

Nous avons groupé dans le tableau I les schémas de ces différents types.

II. RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES TYPES FOLIAIRES

A. LE TYPE I : (Carte 1)

Ce type correspond à la feuille des *Gigasiphon* que, d'ailleurs, il caractérise. Son aire est donc celle des cinq espèces de ce « genre ». Il s'agit de plantes endémiques étroitement localisées :
— *B. dolichocalyx* Merr. : Province de Luçon aux Philippines,
— *B. Schlechteri* Harms : région Nord de la Nouvelle Guinée,
— *B. ampla* Span. : Sud et centre de Timor,
— *B. Humbloliana* Baill. : Nord de Madagascar,
— *B. macrosiphon* Harms : région Est de la Tanzanie.

Nous avons figuré cette répartition sur la carte 1. De Wit la qualifie de « lemurian distribution ». On doit faire deux remarques, d'abord que la Lémurie de Sclater incluerait l'Inde et Ceylan, ensuite que cette notion d'un Protocontinent a fait l'objet de vives attaques, notamment de Millot. Tout au plus, peut-on assurer que l'endémisme poussé de ces espèces, joint à une morphologie très primitive pour des *Bauhinieae*, et même pour des Légumineuses, plaide pour une grande ancienneté de ce taxon.

Par ailleurs, les caractères les plus primitifs de type foliaire se rencontrent en Indo-Malaisie, alors que les espèces malgache et africaine ont des traits plus évolués, témoignant d'une défoliarisation apicale. On peut ainsi penser que le point de départ phylogénique de ce taxon se situe vers l'extrémité Est de son aire actuelle.

B. LE TYPE II (Carte 2)

Quelques *Bauhinia*, *Griffonia simplicifolia* (Vahl) Baill. et *Cercis reniformis* S. Wats. y appartiennent.

Deux de ces *Bauhinia* sont originaires des États d'Espirito Santo et

1. *Piliostigma* Hochst. est *nom. cons. prop.* contre *Elayuna* Raf.

Source : MNHN, Paris

de São Paulo, au Brésil : *B. Maximiliani* Benth. et *B. smilacina* Steud. Quatre autres proviennent du vieux socle guyanais (Guyanes, Amazonie brésilienne du Roraïma, « Amazonas » du Venezuela) : *B. caudigera* Blacke, *B. Kunthiana* Vog., *B. Poileauana* Vog. et *B. rutilans* Spruce ex Benth. in Mart. Ces 6 espèces possèdent 10 étamines; au contraire, d'autres *Bauhinia* du même type II n'en ont que 3. Ce sont des plantes asiatiques : *B. Bonii* Gagnep. in Lec., *B. calycina* Pierre ex Gagnep. in Lec. et Finet, *B. cardinalis* Pierre ex Gagnep. in Lec., *B. Pierrei* Gagnep. in Lec. et *B. sp.* (Eberhardt 3223 et Cavalerie 3678). Nous avons déjà noté que le *B. cf. Championii* Benth. (Bodinier 870) faisait transition entre ce type et le type IV A. Tous ces *Bauhinia* s'étendent du Sud de la Chine (Kouang Toung, Kouang Si, Yun Nan) au Vietnam Sud.

Griffonia simplicifolia Baill. existe du Liberia (Ganta près du massif du Nimba) au Sud du Gabon (Tchibanga), restant assez proche du littoral.

Cercis reniformis S. Wats. va de l'Arizona au Mexique du Nord où on le nomme souvent *C. texensis* Sarg.

Le type II se rencontre donc suivant une aire particulièrement disjointe, asiatique, africaine, américaine (carte 2). Au contraire du type I, où l'on peut concevoir facilement un « track », il faudrait ici faire des hypothèses très hardies pour ramener ces localisations à une aire unique. Ceci, joint à la différence remarquable du nombre d'étamines des *Bauhinia*, et au fait que trois genres (définis d'après des caractères floraux) soient concernés, nous incite à penser qu'il s'agit bien d'aires distinctes, de lieux de « création » séparés. Cette opinion implique, évidemment, que la réalisation du type II aurait été possible plusieurs fois au cours de l'évolution des *Bauhinieae*. Nous reviendrons sur ce point dans la troisième partie, mais remarquons dès maintenant qu'il ne s'agit en fait que de l'avortement total d'un appendice caduc, lui-même résultat de la disparition partielle d'une foliole primitive terminale. Morphologiquement, ceci n'a rien de surprenant.

C. LE TYPE III (Carte 1)

C'est une banalité que d'évoquer la discontinuité de l'aire du genre *Cercis*. Aussi avons nous été assez étonné de ne trouver, dans aucun des ouvrages que nous avons consulté, une carte de cette répartition. Il est vrai que ce genre est très fréquemment cultivé et qu'il est souvent difficile d'assigner une limite précise à son aire spontanée. C'est ainsi que ces plantes sont cultivées dans de très nombreux jardins au Japon, alors qu'il semble bien qu'elles ne soient pas spontanées dans cet archipel. De même, il est délicat de tracer l'aire de *Cercis Siliquastrum* L., souvent naturalisé ou subspontané. Nous avons été plutôt restrictif pour la carte que nous présentons, nous limitant aux territoires où les espèces semblent vraiment spontanées.

Cercis chinensis Bunge s'étend de la Corée aux contreforts orientaux du Thibet. Au nord, il s'arrête vers le Nan Chan et au Sud, au Yun Nan.

Source : MNHN, Paris

C. racemosa Oliv. se rencontre dans le Tseu Tchouan, à la limite ouest de *C. chinensis*. Par *C. Griffithii* Boiss., du Cachemire, on passe à *C. Siliquastrum* L. que nous pensons originaire d'Iran, d'Asie Mineure et de Grèce. En Amérique du Nord, on trouve *C. canadensis* L. de la région des grands lacs jusqu'au Texas où il est relayé par *C. reniformis* S. Wats., du type II.

Cette absence d'appendice caduc, chez *C. reniformis*, correspond à la position marginale occupée par cette dernière espèce. Par ailleurs, nous avions signalé les différences des diamètres respectifs des nervures basales et médiane. Nous voyons maintenant que c'est un trait géographique, paraissant à valeur évolutive. La prédominance des nervures basales sur la médiane (*C. canadensis* L. et *C. reniformis* S. Wats.) témoigne d'une tendance à la défoliarisation apicale que nous avons tout lieu de tenir pour un caractère très évolué (Cusset 1965). Nous en conclurons donc que les taxa américains de ce genre sont plus évolués que les plantes asiatiques et européenne. Le berceau de ce genre paraît alors être l'Asie extrême-orientale. Dans cette région on a décrit quelques « espèces » (*C. Chingii* Chun, *C. Chuniana* Metcalf, *C. glabra* Pampanini, *C. pauciflora* Li, *C. yunnanensis* Hu et Cheng) qui témoignent du polymorphisme de *C. chinensis* Bunge, et, semble-t-il, de son ancienneté.

Cercis reniformis S. Wats. sans appendice caduc, serait alors le terme le plus évolué des *Cercis*, et la disparition de l'appendice caduc, conséquence elle aussi, de la défoliarisation basipète, apparaît comme secondaire. Soulignons que cette opinion est en parfait accord avec ce que l'on sait de l'évolution de la feuille du type Dicotylédone. De nombreux auteurs ont bien marqué le caractère basipète de la foliarisation, au cours de l'évolution. Il ne semble pas anormal que cette foliarisation (« l'hyperfoliarisation » au sens de Cusset 1965), dans un stade ultérieur de la phylogenèse, dépasse en quelque sorte la feuille primitive. On constatera, dans cet ordre d'idée, la remarquable défoliarisation apicale de la feuille de *Lathyrus Ochrus* (L.) DC., dont le pétiole est très foliarisé — au point d'avoir parfois été décrit comme « feuille » (« feuilles inférieures et moyennes simples, entières, ovales-oblongues décurrentes,... » Coste, Flore de France, **1** : 396). Le même fait se retrouve dans des espèces voisines (*L. Clymenum* L., *L. articulatus* L., *L. sylvestris* L.) ou dans des genres voisins (*Sparlium*, *Scorpiurus*,...) pour ne citer que des Légumineuses.

D. LE TYPE IV

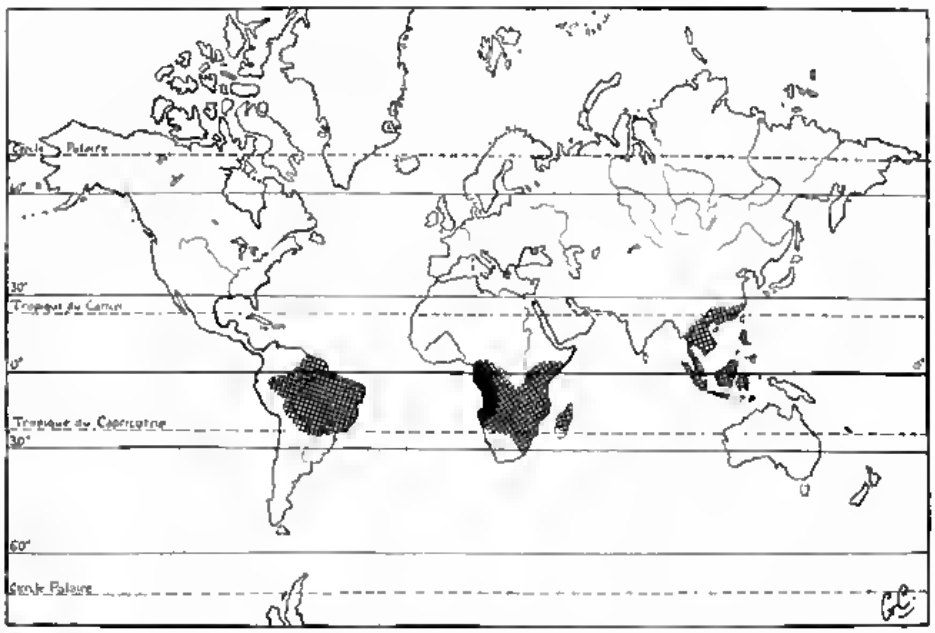
1. Le sous-type A (Carte 3)

Rappelons que ce sont les *Bauhinieae* à feuilles « entières » munies d'un appendice caduc.

a) *Bauhinia* :

En Asie et en Indonésie, les espèces de ce type sont réparties du Fou Kien et du Kouang Si à l'Indo-Malaisie. A l'Ouest, elles atteignent la Thaïlande et Java, et, à l'Est, les Philippines. Il est remarquable de cons-

Source : MNHN, Paris

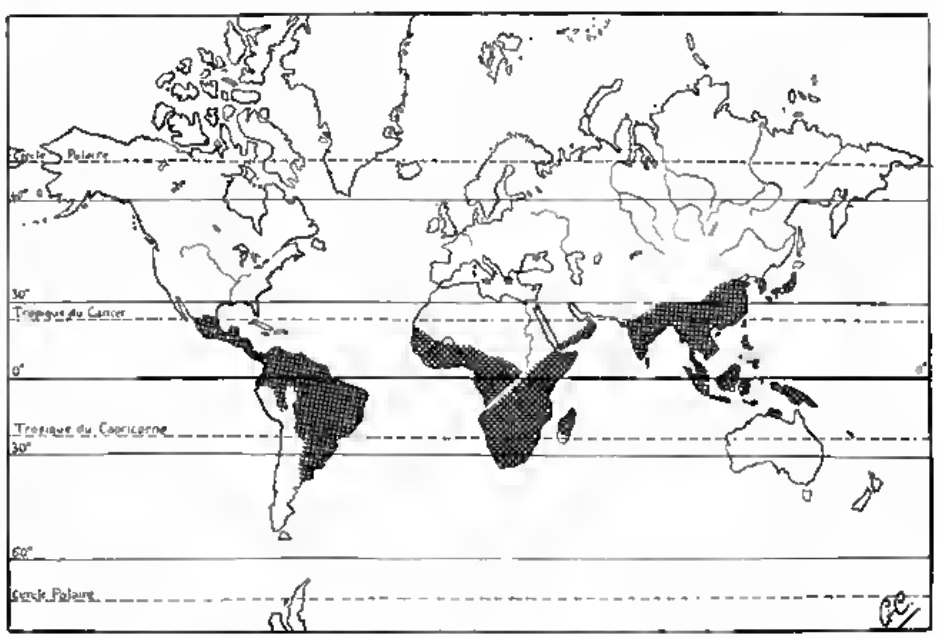


BAUHINIA

GRIFFONIA

Carte 3

AIRE DU TYPE IV A



Carte 4

AIRE DU TYPE IV B

Carte 3. — Aire des *Bauhinieae* de type foliaire IV A. — Carte 4. — Aire des *Bauhinieae* de type foliaire IV B. On remarquera qu'en Afrique, au N.-O. du trait blanc, il s'agit du genre *Piliostigma*, et, au S.-E. de ce trait, du genre *Bauhinia*.

Source : MNHN, Paris

tater que c'est dans cette aire partielle que le pourcentage des feuilles de ce type est le plus fort (environ un tiers du total).

Les cinq espèces américaines se rencontrent dans le Bassin amazonien, allant au Sud jusqu'à l'État de Minas Geraïs et, au Nord, dans l'Amazonas vénézuelienne.

A Madagascar, une espèce a des feuilles de ce type, et, en Afrique, trois *Bauhinia* prennent en écharpe ce continent au Sud de l'Équateur : *B. garipensis* E. Mey., du Natal et de la Tanzanie au Congo ex-belge et à l'Angola, *B. fassoglensis* Kotschy ex Schweinf., en Éthiopie, Zambie, Bechouanaland et Angola, et *B. Gossweileri* Bak. f. s'étendant du Gabon à l'Angola. Il nous faut faire remarquer ici que *B. Gossweileri* a assez fréquemment une feuille émarginée, l'appendice caduc étant inséré dans l'échancrure. Ce caractère est exceptionnel chez *B. fassoglensis* et nous ne l'avons pas rencontré chez *B. garipensis*.

On rencontre également quelques feuilles émarginées chez *B. ferruginea* Roxb., du Nord de l'Indochine au Pakistan oriental, dans la var. *javanica* Back. de *B. Finlaysoniana* et dans *B. Williamsii* F. Muell. du Sud de la Nouvelle Guinée.

On notera que ces feuilles émarginées, que l'on peut considérer comme une étape de transition vers le sous-type B (à feuille « bilobée »), se rencontrent aux limites de l'aire du sous-type A. Il paraît donc bien que l'on peut affirmer qu'il s'agit d'un caractère évolutif. En Afrique la migration se se serait faite du Sud-Est vers le Nord-Ouest. Cette hypothèse est pleinement en accord avec la grande importance relative des feuilles de ce type IV A dans l'Asie du Sud-Est et l'Indonésie.

b) *Griffonia :*

La feuille des *Griffonia* n'est pas très différente de celles des *Bauhinia* que nous venons de voir. Il faut remarquer que l'aire des *Griffonia* s'étend du Liberia à l'Angola, aire décalée vers le Nord-Ouest par rapport à celle des *Bauhinia* du même type foliaire. La plupart des échantillons de *Griffonia simplicifolia* Baill. ne possèdent pas d'appendice caduc. Corrélativement, cette espèce est celle située plus au Nord-Ouest que les *Bauhinia* du même type foliaire. Dans ce cas l'absence d'appendice caduc c'est-à-dire le passage au type II, apparaît être un caractère évolué, ce qui concorde avec ce que nous avons vu à propos des *Cercis*.

2. Le sous-type B (Carte 4)

Les feuilles « bilobées » à appendice caduc constituent l'écrasante majorité des feuilles des *Bauhinieae*. On les rencontre dans les genres *Bauhinia* et *Piliostigma* Hochst.

Ce type foliaire couvre une grande partie de l'Asie du Sud et de l'Est. Au Nord, il atteint l'Ile de Hondo avec *B. japonica* Maxim., et monte sur les premiers contreforts de l'Himalaya au niveau du Pakistan oriental avec *B. retusa* Roxb. non Poir. A l'Ouest la variété *glabrata* Oliv. de *B. tomentosa* L. se rencontre à Mascate et Oman ainsi qu'en Arabie du Sud

Source : MNHN, Paris

où elle semble bien spontanée. En Malaisie, ce type correspond à certains *Bauhinia*, *Phanera* et *Lasiobema* au sens de De Wit.

L'anatomie pétiolaire de *B. japonica* Maxim., plante qui atteint 40° lat. N., n'est pas entièrement semblable à celle des autres *Bauhinia* de ce type et correspond plutôt à celle des *Griffonia* (Watari). Cette structure évoluée permet de s'interroger sur les liens qui unissent ces deux genres, et laisse supposer que *B. japonica*, seule espèce dont l'emplacement géographique permet de penser qu'elle a suivi une migration Sud-Nord, occupe une position originale dans la phylogénie des *Bauhinia*.

A Madagascar, *B. Grevei* Drake, *B. Hildebrandtii* Vatke et *B. porosa* Boiv. ex Baill. sont du type IV B. Sa répartition en Afrique est très intéressante. Tout d'abord, il faut négliger de nombreuses espèces cultivées et souvent introduites (*B. acuminata* L., *B. anguina* Roxb., *B. corymbosa* Roxb., *B. monandra* Kurz, *B. picta* DC., *B. purpurea* L., *B. tomentosa* L. et *B. variegata* L.). De même, il convient de mettre à part *B. rufescens* Lam., type de transition entre les sous-types B et C. Restent sept espèces du Sud-Est africain (*B. Galpinii* N.E. Br., *B. Kirkii* Oliv., *B. macrantha* Oliv., *B. mucora* Bolle in Peters., *B. natalensis* Oliv. in Hook., *B. parvifolia* Hochst. ex Field. et Gardn., et *B. wituensis* Harms in Engl.) et quatre « espèces » d'Éthiopie, qui semblent n'être guère que des sous-espèces des plantes précédentes (*B. Farec* Desv., *B. Buscalionii* Mattei, *B. Ellenbeckii* Harms et *B. argentea* Chiov.).

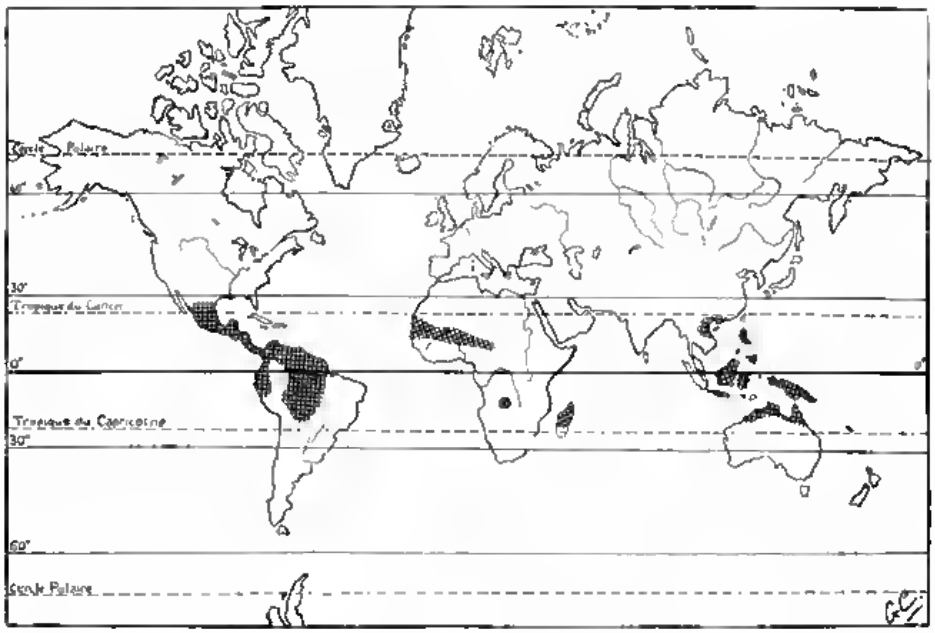
Au contraire, c'est principalement au Nord de cette aire que l'on rencontre *Piliostigma reticulatum* (DC.) Hochst. et *P. Thonningii* (Schum.) Milne-Redhead. On sait que les *Piliostigma* diffèrent des *Bauhinia*, essentiellement, par leur dioecie. Il ne faut cependant pas oublier que ces deux espèces africaines ne forment qu'une partie de ce genre, où on doit également placer *P. malabaricum* Benth. in Miq. et *P. racemosum* Benth. in Miq., plantes s'étendant des Indes à la Malaisie et à l'Australie du Nord.

Par ailleurs nous avons déjà noté que *B. rufescens* Lam. peut être considéré comme faisant transition entre les sous-types B et C du type IV. C'est la seule espèce africaine où nous ayons trouvé ce caractère. Corrélativement, c'est la seule espèce répandue dans la partie Nord-Ouest (de la Mauritanie au Tchad) de l'aire spontanée africaine des *Bauhinia*. Nous pouvons alors penser que la feuille « bifoliolée » est plus évoluée que la feuille « bilobée », dans ce genre.

On doit rapprocher cette répartition des *Bauhinia* africains de celle qu'a décrite Aubréville (1956) à propos des *Eu-Caesalpinieae* pour lesquelles cet auteur a mis en évidence « une disjonction ouest-africaine ». On remarque le même phénomène pour les *Bauhinieae*, ce qui autorise à s'interroger sur les rapports de ces deux tribus, et notamment sur une possible migration commune.

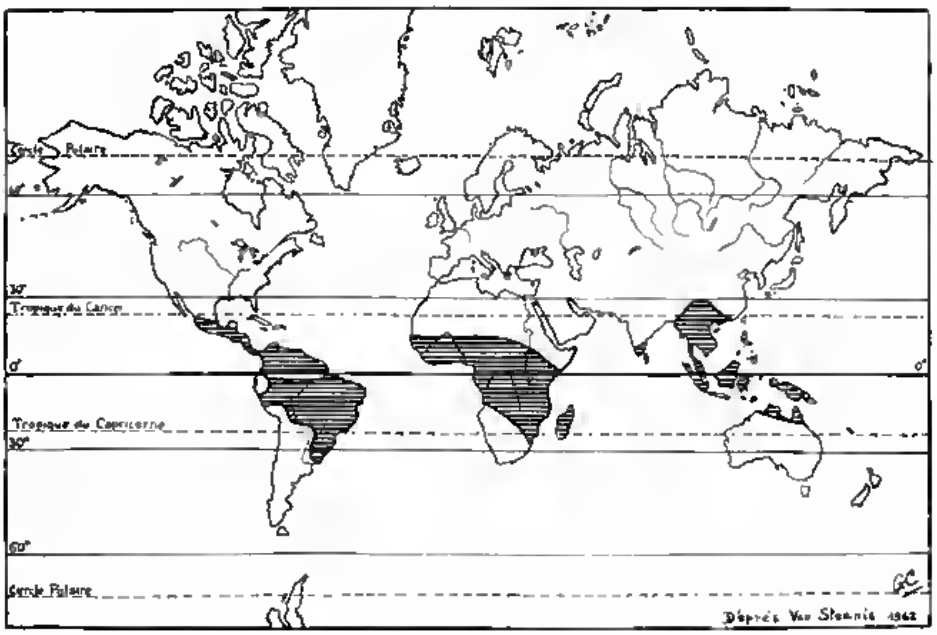
En Amérique du Sud, ce type est également assez répandu. Au Sud-Est, il atteint le Nord de l'Argentine et l'Uruguay avec *B. candicans* Benth. in Mart., et, au Sud-Ouest, le Pérou avec *B. tarapotensis* Benth. ex Mac Bride. Il faut remarquer que cette dernière espèce provient des contreforts de la Cordillera Azul, voisine de l'Amazonie, et que les *Bauhinia* de ce

Source : MNHN, Paris



Carte 5

AIRE DU TYPE IV C



Carte 6

AIRE DES CONNARACÉES

Carte 5. — Aire des *Bauhinia* de type foliaire IV C. Par comparaison avec la carte 3, on appréciera la « marche vers l'Ouest » des *Bauhinieae*, au cours de leur évolution morphologique, en Afrique et en Amérique, et leur extension vers le Sud en Asie. — Carte 6. — Aire des Connaracées, d'après VAN STEENIS (1962), pour comparaisons avec les trois cartes précédentes.

Source : MNHN, Paris

type n'atteignent la Côte Pacifique qu'au niveau de la Colombie. Au Nord sept ou huit espèces dépassent de peu le tropique du Cancer, au Mexique.

3. Le sous-type C (Carte 5)

Nous avons ainsi désigné les *Bauhinieae* à feuilles « bifoliolées », qui comprennent une vingtaine de *Bauhinia*.

En Asie, nous rencontrons quatre espèces, du Kouei Tchéou et du Nan Chang au Nord de la Thaïlande. Trois espèces de ce type existent en Malaisie, atteignant le Sud de la Nouvelle Guinée. En Australie, trois *Bauhinia* appartiennent à ce type (*B. Cunninghamii* Benth., *B. Carronii* F. Muell. et *B. binata* Blanco var. *puberula* Benth.).

Deux espèces malgaches ont des feuilles de ce type : *B. Grandidieri* Baill. et *B. Pervilleana* Baill. En Afrique, en plus de *B. rufescens* Lam., *B. Exellii* Torre et Hillcoat, endémique du Rio Chiumbe, en Angola, près de la limite Sud-Ouest des *Bauhinia* africains, peut être rangé dans cette catégorie.

En Amérique, ce type foliaire atteint, au Nord, le Mexique avec *B. Bruyonii* (Britt. et Rose) Stendl. et, au Sud-Est, le Nord du Brésil par *B. splendens* H.B.K. et *B. tenella* Benth. in Mart. Au Sud-Ouest, il ne dépasse pas le centre du Pérou, avec *B. maculata* Tenore.

L'aire de ce type foliaire est évidemment très disjointe. Cependant, il est facile de remarquer, en comparant les cartes 4 et 5, que chacune des aires partielles est incluse ou est limitrophe de l'aire du type IV B. Il n'y certainement pas là un fait du hasard.

E. LES TYPES V, VI ET VII (Carte 1)

Le type V n'est représenté que par la feuille à structure exceptionnelle de *Bauhinia smilacifolia* Burch. ex Benth. in Mart. Cette plante est endémique de l'État de Goïas, au Brésil.

Le type VI, celui de la feuille de *B. cinnamomea* DC., se rencontre en Guyanes française et hollandaise et probablement en Amazonie brésilienne.

Le type VII correspond aux feuilles de quatre espèces amazoniennes de la région d'entre Rio Negro et Rio Branco.

F. CONCLUSIONS PHYTOGÉOGRAPHIQUES

Le genre *Cercis* a une aire disjointe, voisine du tropique du Cancer, la plus au Nord de celle des *Bauhinieae*. Les espèces les plus primitives sont asiatiques, les plus évoluées, américaines. Nous considérerons que ce genre a subi, à partir de la Chine méridionale continentale (il n'existe pas à Taïwan) une migration jalonnée par les témoins *C. Griffithii* Boiss. et *C. Siliquastrum* L., jusqu'en Amérique du Nord, atteignant le Mexique au point le plus avancé (actuellement) de sa migration.

Le genre *Gigasiphon* a également une aire disjointe avec des espèces

Source : MNHN, Paris

étroitement endémiques, à caractère relictuel. La plus primitive d'entre elles semble être *G. dolichocalyx* (Merr.) De Wit, des Philippines, et la plus évoluée (relativement) l'espèce africaine. Là aussi, il faut envisager une migration vers l'Ouest, à partir d'une origine voisine de la mer de Chine, migration proche du tropique du Capricorne.

Les *Bauhinia* du type IV A, à feuille entière avec un appendice caduc, s'étendent aussi sur trois continents. Nous avons déjà souligné qu'un tiers environ des espèces indo-malaises appartiennent à ce type. D'autre part, si l'on remarque où sont situés les types de transition avec les *Bauhinia* du type IV B, plus évolués, il faut envisager une évolution allant de l'Est vers l'Ouest. Ajoutons que les *Bauhinia* de Poulo-Pinang (et *B. Finlaysoniana* à Java) sont de ce type, qui existe également à Madagascar (*B. madagascariensis* Desv. et *B. sp.* (Randrianavalo 2170 et Rakotovao 5777). Peut être faut-il voir là les vestiges d'une migration qui aurait traversée d'Est en Ouest l'Océan Indien, ou qui se serait effectuée sur un territoire plus ou moins en connection avec les actuels Madagascar et Indonésie. Sont favorables à cette hypothèse, l'exemple de la route certainement suivie par les *Gigasiphon*, et la plus grande différenciation foliaire des *Bauhinia* africains de type IV A de l'Ouest Africain par rapport à ceux du Sud-Est africain (présence de feuilles émarginées, transition probable vers le type IV B). De plus la diversité foliaire des *Bauhinia* malgaches laisse penser que la Grande Ile est depuis longtemps un lieu de différenciation de ce genre.

Furon, à propos de l'origine du peuplement de Madagascar, a montré que « Madagascar s'étendait davantage à l'Est » alors que toute communication devient impossible à partir du Crétacé supérieur » avec l'Inde, et que « toutes relations éventuelles avec l'Australie sont impossibles ». Il n'est pas sans intérêt de remarquer que les voies de migration probables des *Bauhinieae* (Carte 7) suggèrent des liens avec Java et l'Indonésie, non avec l'Inde ou l'Australie.

En ce qui concerne les espèces américaines, l'absence de types foliaires primitifs sur la côte pacifique, et leur présence (en grande abondance) sur la côte atlantique, apporte de très fortes probabilités en faveur d'une migration atlantique.

L'aire des *Bauhinia* du type IV B paraît provenir d'une extension de l'aire des *Bauhinia* du type IV A, extension jalonnée par les types de transition dont nous avons parlé. Cela ne semble faire aucun doute en Asie et en Amérique, cela est moins certain en ce qui concerne l'Afrique. En effet, en Éthiopie, des espèces « endémiques » se rencontrent avec *B. tomentosa* L. var *glabrata* Oliv. du Sud de la Péninsule arabique. Cependant leurs affinités sont très nettement avec les *Bauhinia* africains dont l'aire est un peu plus au Sud (à tel point que des mises en synonymie seraient sans doute nécessaires), alors que les affinités de *B. tomentosa* L. var. *glabrata* Oliv. sont bien évidemment surtout avec *B. tomentosa* L. var. *tomentosa*. Ce dernier taxon, qui existe jusqu'en Chine, est très certainement spontané en Asie du Sud (Indes...) alors qu'il est fréquemment cultivé ailleurs (dans un but ornemental, et, autrefois, comme plante

Source : MNHN, Paris

à usage religieux). Il nous semble falloir admettre que l'Éthiopie est, non un lieu de passage au cours d'une migration, mais un lieu de rencontre de deux courants, l'un venant de l'Asie du Sud, et l'autre du Sud-Est de l'Afrique. On notera que le même phénomène se manifeste au Mexique avec la rencontre de *Cercis reniformis* S. Wats. venant du Nord, et des *Bauhinia* venant du Sud.

Dans le même type foliaire on rencontre également les *Piliosligma* genre peu caractérisé (souvent placé en sous-genre de *Bauhinia*). Ces plantes, dioïques, ce qui est un caractère plus évolué que l'hermaphroditisme des *Bauhinia (sensu stricto)*, se manifestent en une aire disjointe. On remarque que cette aire est contiguë de l'aire des *Bauhinia* qui ont le même type foliaire. Il semble que ce soit un argument pour placer à ce niveau d'évolution les liens incontestables qui unissent ces deux taxa. Le mécanisme de leur filiation étant très vraisemblablement le classique passage de l'hermaphroditisme à la dioecie, les *Piliosligma* nous apparaissent dérivés des *Bauhinia* du type IV B.

Les *Bauhinia* du type IV C ont une aire très disjointe (Amérique, Asie, Afrique, Australie). En Afrique deux aires partielles, celle de *B. rufescens* Lam. (à vrai dire type de transition) et celle de *B. Exellii* Torr. et Hillc. En Amérique, ce sont les seuls à atteindre la Côte Pacifique au-delà de l'obstacle de la Cordillière des Andes. En Australie, ce sont les seuls *Bauhinia*. Deux remarques s'imposent : ces aires partielles résultent d'une extension des aires partielles du type IV B, ou sont incluses dans ces dernières. D'autre part, on remarquera que les *Bauhinia* asiatiques, indonésiens et australiens du type IV C ont dix étamines (genres *Bracteolanthus* et *Lysiphyllum* de De Wit) ou trois étamines (*Phanera* sect. *Biporina* de cet auteur). Il est difficile de ne pas faire le rapprochement avec ce que nous avions vu à propos des *Bauhinia* de type II, lui aussi très évolué.

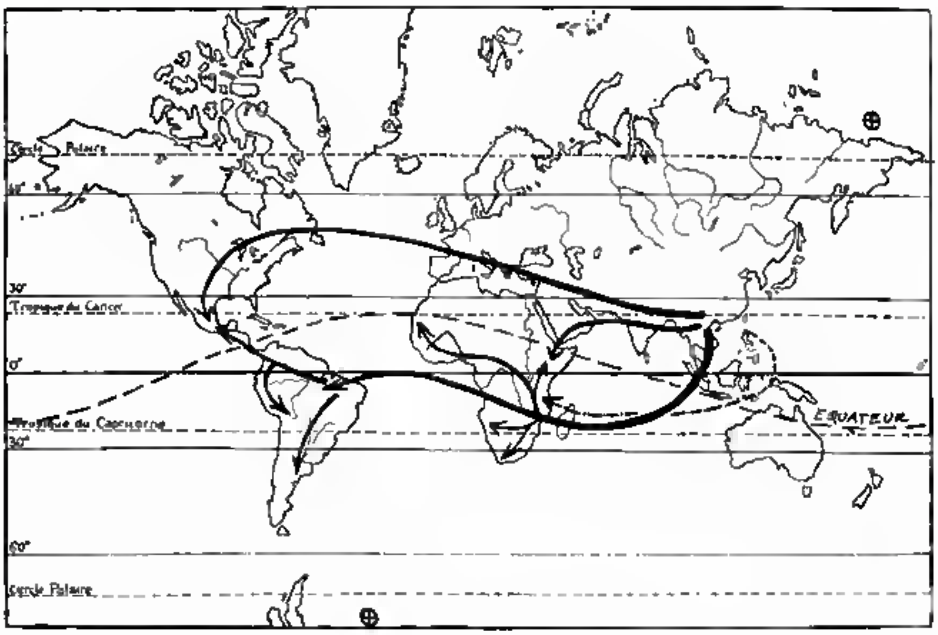
Les feuilles de ce dernier type se rencontrent, pour leur part, chez les *Bauhinia*, les *Griffonia* et les *Cercis*. En ce qui concerne les *Bauhinia* l'aire de ce type est extrêmement disjointe (Chine du Sud et Moluques, deux aires brésiliennes éloignées de plus de 2 000 km l'une de l'autre). Au surplus les espèces asiatiques ont trois étamines et les espèces américaines dix étamines. Il semble bien y avoir là un exemple de plus « d'évolution parallèle » au sens de Schnell (1960), la réalisation de ce type II (par disparition de l'appendice caduc) s'étant produite dans des continents différents. On doit aussi affirmer, à l'aide des types de transition que nous avons signalé plus haut, que ce type II provient de plusieurs autres types foliaires, IV A (le plus souvent), III *(Cercis)* et VI (Ducke 20324). L'évolution de la feuille des *Bauhinieae* tend actuellement à la réalisation de ce type (qui fournit une feuille « pseudo-simple »).

Les *Bauhinia* des types V, VI et VII, peu nombreux, ont des aires incluses à l'intérieur de l'aire américaine des *Bauhinia* du type IV A. En Afrique, l'évolution de cette tribu des *Bauhinieae* se marque par des modifications florales conduisant à ce que l'on appelle « d'autres genres », dans une taxinomie essentiellement basée sur la fleur. En Amérique,

Source : MNHN, Paris

c'est sur les feuilles que porte surtout l'évolution, feuilles qui se transforment dans des directions très particulières, et très caractéristiques. On peut se demander si une taxinomie non exclusivement florale n'y trouverait pas de quoi classer ces plantes dans de « nouveaux genres ».

Il est intéressant de constater que les cartes 3 et 4, qui montrent



⊕ POLE

carte 7

Carte 7. — Principales voies de migrations des *Bauhinieae* au cours des temps. Les deux voies principales (au Nord, *Cercis*, et au Sud, *Bauhinia*) sont marquées plus fortement. On notera leur origine voisine, et leur parallélisme avec l'équateur, dans l'hypothèse d'un pôle Nord situé à 70° lat., 170° long. E.

l'aire des types foliaires IV A et IV B sont très semblables à la carte 6, d'après Van Steenis, de l'aire des Connaracées. On peut penser, si l'on considère les Connaracées comme des Proto-Légumineuses, que les plantes ancestrales qui ont conduit aux Légumineuses actuelles, ont peut-être existé en Asie du Sud-Est.

La carte 7, qui traduit les résultats de notre étude, semble, en effet, placer là l'origine des voies de migration des *Bauhinieae*. On ne manquera pas, en se rapportant aux figures 9, 10, 11, 12 et 13 d'Aubréville (1962), de constater la remarquable correspondance entre les grands axes de migration des *Bauhinieae* et les positions de l'équateur dans l'hypothèse d'un déplacement des pôles. On note que le passage Asie-Afrique-Amérique, aussi bien pour les *Cercis* que pour les *Bauhinia* correspond à un pôle Nord situé vers 70° lat., 170° long. E. (Carte 7). Aubréville (1949) a montré que cette position permet de tracer une esquisse vraisemblable de la distribution de la flore africaine. Par contre, cette position hypothé-

Source : MNHN, Paris

tique des pôles ne s'accorde pas pleinement avec la répartition des *Bauhinia* d'Amérique du Sud. Mais si l'on veut bien se rapporter à la figure 13 d'Aubréville (1962), on sera frappé du fait que les *Bauhinia* américains (morphologiquement les plus évolués) se rencontrent dans les zones 3, 4, 5 de savanes et de forêts sèches (cartes 1 et 2). Il semble très probable qu'il n'y a pas là une simple coïncidence, surtout en sachant que cette figure 13 correspond à l'hypothèse d'un pôle Nord placé à 77°5 lat., 0° long. Ces *Bauhinia*, plus récents que les autres, sont situés d'une façon qui correspond à une position plus récente du pôle, dans l'hypothèse d'un déplacement des pôles.

Aux solides arguments donnés par cet auteur en faveur d'une telle hypothèse, peuvent être ajoutées les courbes de migration des *Bauhinieae*.

III. PHYLOGÉNIE DES *BAUHINIEAE*

A. MÉCANISMES PHYLOGÉNÉTIQUES DE LA FEUILLE

Nous avons déjà signalé un certain nombre de directions phylogénétiques que semble avoir suivi la feuille des *Bauhinieae*.

Chez les *Cercis*, nous avons remarqué, au passage *C. canadensis* L. — *C. reniformis* S. Wats., la suppression progressive de l'appendice caduc. Nous avons également noté l'importance que prenaient peu à peu les nervures basales par rapport à la nervure médiane qui cessait d'être prédominante.

Chez les *Griffonia*, on retrouve un phénomène tout à fait comparable avec le passage de la feuille penninervée à la feuille à nervures basales importantes, atteignant les 2/3 de la longueur du limbe. D'autre part, il est certain que la plupart des *exsiccata* de *G. simplicifolia* Baill. ne possèdent pas d'appendice caduc. Là aussi, il y a disparition progressive de la partie terminale.

Bien que les *Bauhinia* de la section *Gigasiphon* soient démunis d'appendice caduc, on rencontre également une prépondérance relative des nervures basales dans les espèces les plus évoluées. Par ailleurs, le mucron (véritable) de cette section devient nettement plus allongé dans les plantes africaines que dans les espèces indo-malaises.

Pour les autres *Bauhinia*, on doit remarquer, à l'aide des types de transition dont nous avons souligné l'existence, la tendance, d'une part, à la disparition de l'appendice caduc, et, d'autre part, la possibilité d'une inhibition apicale plus importante de la feuille bilobée conduisant à des feuilles « bifoliolées ». Chez *Bauhinia smilacifolia* Burch. toutes les nervures sont basales et elles deviennent marginales sur une très grande partie de leur longueur. Les *Bauhinia* « tricuspidés » montrent, par comparaison avec les espèces du type IV A, une certaine diminution relative de leur partie distale réduite à l'appendice caduc et à l'entourage de deux nervures latérales issues de la médiane.

Il convient de souligner nettement que l'on peut attribuer toutes

Source : MNHN, Paris

ces directions phylogénétiques, divergentes à première vue, à un seul et unique facteur, une défoliarisation apicale progressive. Disons qu'il semble ne s'agir là que d'une exagération de la tendance basipète de « l'hyperfoliarisation », visible seulement dans des feuilles déjà bien évoluées.

Les résultats que nous avions déduits, à propos des feuilles, de considérations purement phytogéographiques sont corroborés par les rapprochements que l'on peut faire avec des critères plus usuels (port arborescent ou lianescent,...). Nous exposerons ailleurs qu'ils sont également confirmés par les résultats anatomiques, ontogéniques et tératologiques.

B. PHYLOGÉNIE DES BAUHINIEAE

D'après les résultats que nous avons donnés auparavant, il est très possible de retracer certains traits de l'évolution des *Bauhinieae*. Cependant, il nous faudra laisser une large part d'hypothèse en ce qui concerne l'origine des *Bauhinieae*. Nous avions, en effet, espéré rencontrer dans les faits paléontologiques des indications sur ce point. Il faut, malheureusement, noter que les paléobotanistes s'en sont tenus aux types foliaires traditionnellement reconnus, que nous avons regroupés dans notre type IV. Par ailleurs, il existe de très nombreuses incertitudes sur ce sujet, voire même quelques inexactitudes flagrantes. C'est ainsi que Seward (1931) cite l'existence de *Bauhinia* dans le Crétacé des États-Unis. Les sources de ce renseignement semblent être des articles de Berry (1908) et de Cockerell (1909). Le « *Bauhinia marylandica* » de Berry n'est certainement pas une *Bauhinieae* d'après la figure qu'il en donne. Il s'agit d'une empreinte très incomplète avec deux lobes (incomplets) sans trace d'appendice terminal et de nervures pennées. Cockerell reconnaît, de même, « I thought at first this was a cotyledon » à propos de son « *Bauhinia pseucolyledon* ». Sa première opinion nous semble bien préférable. De même, il est extrêmement douteux que les « *Bauhinia* » décrits par Newberry en 1886 et 1896, appartiennent à ce taxon.

Le seul renseignement que nous puissions supposer de bonne valeur est celui de Gothan et Weyland (1934), probablement d'après de Saporta, à propos des *Cercis* « Die ältesten Formen stammen aus dem Französischen Untermiozän », en signalant la présence conjointe de feuilles et d'un fruit. Il faut remarquer que les *Cercis* asiatiques se rencontrent dans des zones peu étudiées au point de vue paléobotanique.

L'évolution de ce genre, d'après ce que nous avons vu, semble bien pouvoir être décrite à partir des *Cercis* chinois (*C. chinensis* Bunge, notamment) pour aboutir au *Cercis* du Mexique, *C. reniformis* S. Wats. Leur voie de migration aurait passé par l'Asie Mineure et l'Europe. On peut noter que cette opinion repose le problème de la spontanéité du genre *Cercis* en France. L'existence d'un indiscutable *Cercis* en France dès le début du Néogène plaide en faveur de cette hypothèse.

Source : MNHN, Paris

Les espèces du genre *Gigasiphon* n'ont pas une structure foliaire qui puisse être rattachée à celle des *Bauhinia sensu stricto*. Cette structure, leur morphologie florale, leur port, leur endémisme poussé, tout concourt à leur faire attribuer la qualification de reliques. Leur aire de distribution a d'ailleurs des traits profondément originaux. Nous ne pensons donc pas que l'on puisse les ranger à l'intérieur du genre *Bauhinia* dont ils diffèrent plus profondément que le genre *Griffonia* ne le fait. Aussi proposons-nous de laisser les *Gigasiphon* en position générique comme

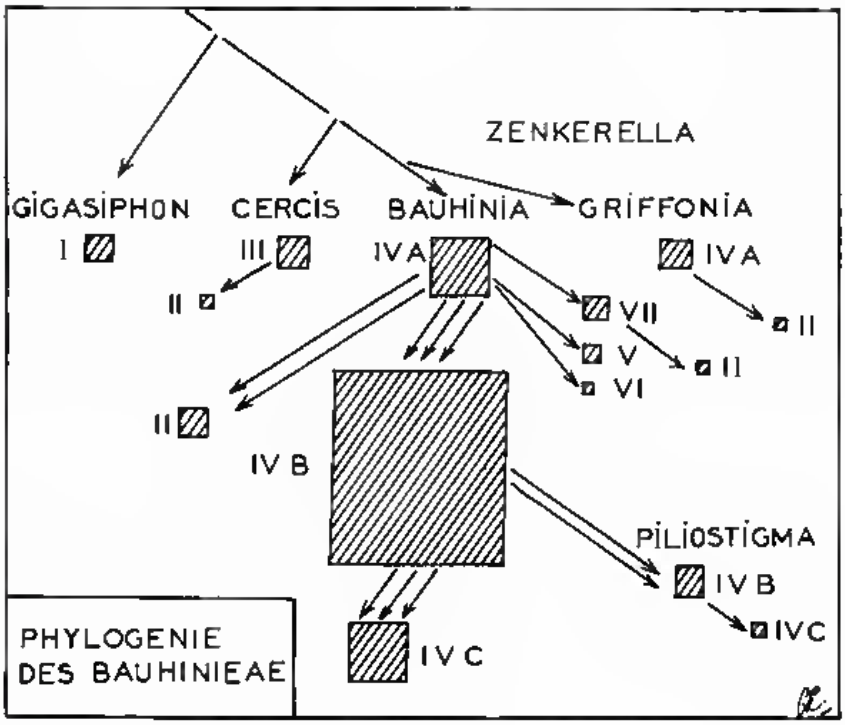


Tableau 2. — Rapports phylogénétiques des *Bauhinieae*, tels que les montre leur morphologie foliaire. Le genre *Zenkerella* est indiqué à titre hypothétique.

l'avait fait Drake. Rappelons que nous en excluons *B. Gossweileri* Bak. f.

L'hétérogénéité apparente du genre *Bauhinia*, ainsi délimité, ne résiste pas à un examen un peu poussé. Nous avons montré que les *Bauhinia* à feuilles « bifoliolées » dérivaient des *Bauhinia* « bilobés » et que ceux-ci provenaient eux-mêmes des espèces à feuilles du type IV A. Les *Bauhinia* à feuilles « entières » sans appendice caduc (notre type II) résultent très probablement, de deux (ou trois) points de départ, différents mais placés dans les *Bauhinia* du type IV A. Nous avons déjà expliqué comment l'appendice caduc de ce type pouvait disparaitre. D'une part, ce type II aurait apparu, en Amérique du Sud, à partir des espèces du type IV A à 10 étamines, et d'autre part, elles résulteraient,

Source : MNHN, Paris

en Asie, d'espèces du type IV A à 3 étamines, c'est-à-dire voisines de *B. Championii* Benth.

Les *Griffonia*, en réalité peu distincts de certains *Bauhinia* comme *B. Gossweileri*, dériveraient également des *Bauhinia* du type IV A, à l'extrémité Nord-Ouest de l'aire africaine de ces derniers. Ils seraient en voie d'évolution vers le type II.

Les *Piliostigma*, enfin, dont plusieurs auteurs ont souligné la « grande variabilité des caractères » (Wilczeck, 1952), semblent manifester l'une des directions actuelles de l'évolution de cette tribu, à partir des *Bauhinia* à feuilles du type IV B. Il semble évident que ce *taxon* a pu apparaître à plusieurs reprises différentes.

Restent les *Bauhinia* amazoniens des types V, VI, VII, paraissant résulter de tendances phylogénétiques originales, qui ne se seraient montrées que dans cette région, à partir des *Bauhinia* du type IV A. Cette originalité ne doit pas cacher que le mécanisme évolutif en est homologue de celui qui a formé les espèces du type IV B, même s'il est traduit d'une façon différente.

Nous n'avons cependant pas encore examiné quels peuvent être les types ancestraux des *Bauhinieae*.

Pour les espèces encore existantes, il nous paraît certain que ce sont les types I, III et IV A. On peut d'ailleurs retracer (carte 7) les voies de migration [1] qui les auraient conduits à la conquête d'une surface importante de la terre. Les autres types se seraient réalisés séparément dans chaque continent, à partir du type IV A, ou selon des migrations de peu d'envergure. S'il est possible d'imaginer un prototype commun aux types III et IV A, feuille à appendice caduc, il ne semble pas que l'on puisse, sans de très hasardeuses suppositions, en rapprocher les *Gigasiphon* du type I, à feuilles sans appendice caduc. Rappelons, en effet que dans ce cas, et contrairement à ce qui se passe pour les feuilles du type II, cette absence d'appendice caduc ne semble pas être un phénomène secondaire. La seule hypothèse que l'on puisse avancer, sans de très lourdes chances d'erreur, est que le type I dériverait d'un ancêtre qui serait proche de celui du type III. Les cartes 1 et 7 montrent alors quel aurait pu être le berceau des espèces de ces deux types, la Chine méridionale et les régions avoisinantes. Quant au type IV A, la carte 3, de sa répartition, ne s'oppose aucunement à ce qu'il soit originaire de ce même point.

On peut également s'interroger sur la place éventuelle qu'il conviendrait d'accorder au genre *Zenkerella* Taub. placé par Taubert dans les *Bauhinieae* et mis par Harms dans les *Cynometreae*. Il faut, en effet, faire remarquer que *Zenkerella* possède comme les *Bauhinieae*, un ovaire stipité, caractère inexistant chez *Cynometra*. Ce genre *Zenkerella* (ou *Podogynium*) montre des feuilles « unifoliolées », à nervation très semblable à celle des *Bandeiraea*, mais dépourvues d'appendice caduc, c'est-à-dire

1. Cependant, d'après Prain (1891), les îles Keeling ne possèdent aucune *Bauhinieae*. Nous n'avons pas rencontré d'indications moins anciennes sur la flore de cet archipel. On sait qu'il s'agit d'îles madréporiques d'origine probablement recente.

Source : MNHN, Paris

du type II. Le petit nombre d'ovules (1 à 3) des *Zenkerella* semblant devoir leur faire accorder un caractère évolué, et leur aire (carte 2) correspondant sensiblement à celle des *Bauhinia* africains du type IV A (carte 3), il ne semble pas impossible qu'ils en dérivent, par un mécanisme homologue de celui que nous avons vu créer les *Bauhinia* du type II, à partir de ces mêmes *Bauhinia* du type IV A. Il y aurait certainement lieu de réexaminer très soigneusement l'anatomie florale des *Zenkerella* pour décider de la place à leur attribuer.

En résumé, nous proposons donc le tableau 2 comme retraçant l'évolution probable des *Bauhinieae*.

IV. CONCLUSION

Nous ne pouvons, en conclusion, qu'attirer l'attention sur l'intérêt qu'il peut y avoir à étudier de façon précise les différents types foliaires d'une même famille, ou d'une même tribu. Trop souvent les morphologistes semblent se limiter à l'examen de quelques échantillons, jugés *a priori* les plus intéressants, ce qui ne paraît pas, dans le cas des *Bauhinieae*, leur avoir permis de connaître tous les types foliaires de cette tribu et les intéressantes transitions qu'ils présentent. Par ailleurs, des détails, même peu visibles ou jugés accessoires, de la structure foliaire devraient être fournis par les descriptions des systématiciens.

Certes, il n'est pas concevable de fonder une taxinomie sur des bases uniquement foliaires[1], mais les caractères des feuilles, dans certaines familles tout au moins, peuvent révéler, tout aussi bien que la structure florale, les liens phylogéniques et la place qu'il convient d'accorder aux différents taxa.

C'est ainsi que dans le groupe des *Bauhinieae* où, selon l'expression de Hutchinson (1964), les caractères floraux sont « rather slender », il semble bien que les types foliaires puissent aider fortement à la délimitation des taxa. Ils sont les seuls, vraisemblablement, à permettre de retracer l'histoire évolutive de cette tribu, et ses déplacements.

Tenant compte du fait que la distinction de certains genres des *Bauhinieae* repose presque uniquement sur des caractères foliaires, nous pensons devoir proposer une vue d'ensemble de cette tribu, telle qu'elle ressort de l'étude que nous venons de présenter :

TRIBUS **BAUHINIEAE** DC. Mém. **13**, Légumineuses : 470 (1825). — **GRIFFONIA** Baillon.

Syn. : *Bandeiraea* Welw. ex Benth. et Hook.f. l.c. **1** : 577 (1865).

Type : *G. simplicifolia* (Vahl ex DC.) Baill., l.c. : 197.

Adansonia, Sér. 1, **6** : 188 (1865), non Hook.f. in Benth. et Hook.f., Gen. Plant. **1** : 608 (1865).

1. Voir la tentative faite dans ce sens par Boissier de Sauvages (*Methodus foliorum*, 1751).

Source : MNHN, Paris

— **CERCIS** L.
TYPE : *C. Siliquastrum* [TOURN. ex AD.] L., l.c.
Sp. Plant. éd. 1 : 374 (1753).

— **GIGASIPHON** Drake del Castillo ex Grandidier.
TYPE : *G. Humblotianum* (BAILL.) DRAKE ex GRANDIDIER, l.c. : 88.
Hist. phys. nat. polit. Madagascar, XXX, **1**. (1) : 36 (1902) [1].

— **BAUHINIA** L.
TYPE : *B. divaricata* L., l. c., non LAM., Encycl. **1**, 389, nec HORT. ex STEUD., *Nomenclator*, éd. 2, **1** : 191 (err. typ. 291).
Sp. Plant., éd. 1 : 374 (1753), em. DRAKE, l.c.

— **PILIOSTIGMA** Hochst.
SYN. : « *Piteostigma* » Index Kew. **2** : 524 (sphalm.)
TYPE : *P. reticulatum* (DC.) HOCHST., *l.c.*
Flora, **29** : 598 (1846), *nom. conserv. propos., homonymum prius : Elayuna* RAF., Sylv. Tellur., 145 (1838).

On pourrait, évidemment, fragmenter le genre *Bauhinia* L. em. Drake en autant de sections que nous avons reconnu de types foliaires. Disons bien que cela ne nous semble pas souhaitable. En effet, il ne semble pas y avoir, dans ce genre, de correspondance réelle entre l'évolution de la feuille et celle de la fleur. C'est ainsi que les *Bauhinia* les plus évolués au point de vue androcée (la section *Casparia* Kunth a une seule étamine) ont des feuilles du type IV B, qui n'est pas très évolué (*B. monandra* Kurz, *B. porosa* Boiv. ex Baillon). De même, des *Bauhinia* à type foliaire évolué (type II ou IV C) peuvent avoir 10 étamines.

Il nous paraît qu'il faut renoncer à pratiquer des coupures qui, même naturelles au regard d'un critère, seraient arbitraires en ce qui concerne d'autres caractères. Le genre *Bauhinia* L. em. Drake, encore en pleine évolution, cerne une nébuleuse d'espèces entre lesquelles aucune limite cohérente ne peut être tracée, en l'état actuel de nos connaissances.

Cette conception unitaire du genre *Bauhinia* L. em. Drake nous amène à proposer quelques combinaisons nouvelles :

— **Bauhinia flava** (de Wit) Cusset, comb. nov.
Basionyme : *Lasiobema flavum* de WIT, Revis. Malaysian *Bauhinieae* in Reinwardtia, **3**. 4 : 425, fig. 8 (1956).

— **Bauhinia Sylvani** (de Wit) Cusset, comb. nov.
Basionyme : *Phanera Sylvani* de WIT, l.c. : 438, fig. 11 (1956).

— **Bauhinia audax** (de Wit) Cusset, comb. nov.
Basionyme : *Phanera audax* de WIT, l.c. : 441, fig. 12 (1956).
Syn. : *Bauhinia calycina* RIDLEY in J. ROY., sA. Soc. Str. Brit. **61** : 3 (1912), non PIERRE ex GAGNEP. in LEC. et FINET, Not. Syst. **2** : 169.

— **Bauhinia glabristipes** (de Wit) Cusset, comb. nov.
Basionyme : *Phanera glabristipes* de WIT, l.c. : 442, fig. 13 (1956).

1. La diagnose de DRAKE étant très insuffisante, nous la précisons comme suit : **GIGASIPHON** Drake, *valde affinis Bauhinia* L. em. Drake, *a qua, simul pseudo-mucronis inopibus foliis nerviseque inferioribus hinc et illinc secundariis nervis praeditis, extremis hiis aliis alias non attingentibus, differt* ».

Source : MNHN, Paris

— **Bauhinia Hendersonii** (de Wit) Cusset, comb. nov.
Basionyme : *Phanera Hendersonii* de Wit, l.c. : 456 (1956).

— **Bauhinia gracillima** (de Wit) Cusset, comb. nov.
Basionyme : *Phanera gracillima* de Wit, l.c. 474 (1956).

— **Bauhinia argentea** (de Wit) Cusset, comb. nov.
Basionyme : *Phanera argentea* de Wit, l.c. : 484 (1956).

— **Bauhinia crudiantha** (de Wit) Cusset, comb. nov.
Basionyme : *Phanera crudiantha* de Wit, l.c. : 484 (1956).

— **Bauhinia Posthumi** (de Wit), Cusset, comb. nov.
Basionyme : *Phanera Posthumi* de Wit, l.c. : 515 (1956).

— **Bauhinia mossamedensis** (Torre et Hillcoat) Cusset, comb. nov.
Basionyme : *Adenolobus mossamedensis* Torre et Hillc., in Bol. Soc. Brot. sér. 2, **29** : 37 (1955).

Bibliographie Sommaire [1]

A. Aubréville. — Contribution à la paleohistoire des forêts de l'Afrique tropicale. 1 vol., Paris (1949).
— Répartition géographique des Eucaesalpiniées et leur disjonction Ouest-Africaine. — C. R. sommaires Soc. Biogéogr. Paris **33**, n° 289 : 70-72 (1956).
— Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. — Adansonia **2**, 1 : 16-84 (1962).
E. W. Berry. — A new Cretaceous *Bauhinia*. — Torreya. **8**, 1 : 218-219 (1908).
J. P. M. Brenan. — Notes on African *Caesalpinioideae*. — Kew Bull. **17**, 2 : 214 (1963).
J. P. M. Brenan et Greenway. — Gheck-lists trees and shrubs of the British Empire; 5 (Tang-terr.) **2** : 88 (1949).
Cockerell. — Torreya. **9**, **1** : 184-185 (1909).
G. Cusset. — Les nectaires extra-floraux et la valeur de la feuille des Passifloracées. — Rev. Gén. Bot. **72** : 145-216 (1965).
R. E. Fries. — Zur Kenntnis der Blattmorphologie der Bauhinien und verwandter Gattungen. — Kon. Svensk. Vetensk. — Ak. Stockholm Afhandl. (Ark. Bot.) **8**, 10 : 1-16 (1909).
R. Furon. — La Paléogéographie. 1 vol. Paris, 2e éd. (1959).
Gothan et Weyland. — Lehrbuch der Paläobotanik. 1 vol, Berlin (1954).
E. L. Greene. — Novitates boreali-americanae. VI. *Species novae generis Cereidis*. Rep. sp. nov. regn. veget. **9** : 108-111 (1912).
Hui-Lin-Li. — Wood Flora of Taïwan. 1 vol., Narberth (1963).
J. Hutchinson. — The genera of flowering plants. **1**, Oxford (1964).
Link. — *Elementa philosophiae botanicae*. 1 vol. (1824).
J. Millot. — La faune malgache et le mythe gondwanien. — Mém. Inst. Sc. Madagascar **7** : 1 : 1-36 (1952).
Newberry. — Bull. Torrey club. **13** : 77-78 (1886).
— Mon. U.S. Geol. Survey. **26** : 91-93 (1896).
L. Van Der Pijl. — The leaf of *Bauhinia*. — Act. bot. neerl. **1**, 2 : 297-309 (1951).
D. Prain. — Natural History Notes from H.M.I.M. Survey Steamer « Investigator »... n° 25. The vegetation of the Coco Group. — Journ. Asiat. Soc. Bengal, **60**, 2 : 283-406 (1891).

1. Les références données ici correspondent aux seuls travaux cités explicitement dans le texte de cet article. Bien entendu, les Flores ont été consultées, et de nombreux articles de morphologie, étudiés.

Source : MNHN, Paris

R. Schnell. — Note sur le genre *Cephaëlis* et le problème de l'évolution parallèle chez les Rubiacées. — Bull. Jard. bot. Etat Bruxelles, **30**, 3 : 357-373 (1960).

A. C. Seward. — Plant life through the ages. 1 vol. Cambridge (1931).

Van Steenis. — The land-bridge theory in Botany. — Blumea, **11**, 2 : 235-542 (1962).

A. R. Torre et D. Hillcoat. — Novidades da Flora de Angola. — Bol. Soc. Brot. Sér. 2, **29** : 38 (1955).

A. R. Torre et D. Hillcoat. — *Caesalpinioideae* in Exell et Mendonça, Conspectus Florae Angolensis, **2** : 162-253 (1956).

T. T. H. Tran. — Sur l'anatomie du mucron de la feuille de *Bauhinia aurea* Léveillé. — C.R. Ac. Sc. Paris, **260** , 2281-2284 (1965).

J. Velenowsky. — Vergleichende Morphologie der Pflanzen. **2** : 497, Prag (1907).

Watari. — Anatomical studies on some Leguminous leaves with special reference to the vascular system in petioles and rhachises. — J. Fac. Sc. Tokyo, sect. III, **4** : 225-365 (1934).

R. Wilczeck. — *Bauhinieae* in Flore du Congo Belge et du Ruanda — Burundi, **3** : 265-278 (1952).

H. C. D. De Wit. — A revision of Malaysian *Bauhinieae*. — Reinwardtia, **3**, 4 : 381-539 (1956).

Source : MNHN, Paris

UNE SCROPHULARIACÉE CAMEROUNAISE PEU CONNUE : *ILYSANTHES YAUNDENSIS* S. Moore

par A. Raynal

Petite plante de rochers, connue seulement par sa brève description, l'*Ilysanthes yaundensis* Spencer Moore (Journ. Bot. **57** : 216 (1919) s'individualise nettement à l'intérieur du genre; elle n'est affine que d'*I. Welwitschii* Engl. (Bot. Jahrb. **23** : 504 (1896) et *I. Gossweileri* S. Moore (l. c. : 215), avec qui elle partage toutes ses particularités remarquables. Il est significatif à cet égard que la récolte camerounaise de Zenker ait d'abord été déterminée *I. Welwitschii* par les botanistes berlinois avant d'être prise pour type d'une nouvelle espèce par Spencer Moore.

C'est une très petite herbe, élégante et ténue, à rosettes vivaces d'où partent des hampes pauciflores très peu feuillées presque scapiformes. Les *Ilysanthes* vivaces sont rares, mais il semble bien que ce type végétatif ne se trouve, dans le genre, que chez les espèces citées plus haut. Les feuilles, légèrement grasses, spatulées, entières, un peu pubescentes sur les marges, mesurent 6-12 mm de long et 1-2 mm de large; densément groupées, elles forment de petites rosettes fournies qui, lorsqu'elles sont isolées, prennent un port hémisphérique. Mais une rosette ne reste jamais longtemps isolée : à l'aisselle des feuilles externes, parfois à l'aisselle d'une feuille caulinaire inférieure, naissent de jeunes rosettes, et la plante édifie rapidement un petit tapis dense et ras, partout où le rocher permet l'accumulation d'un mince substrat humique. Elle se comporte en cela comme de nombreuses plantes alpines rupestres, qui forment des coussinets plats de rosettes juxtaposées (Saxifrages, Joubarbes, pour ne citer que les plus banales). Ce type biologique, si fréquent dans nos montagnes tempérées, semble beaucoup plus rare sous les tropiques.

De ces rosettes, partent des tiges florifères dressées, filiformes, 4-angulaires, hautes de 4-12 cm, portant des feuilles opposées décussées généralement réduites (2-5 mm × 0,4-0,6 mm), exceptionnellement plus grandes (7 mm × 1,7 mm), mais toujours très espacées. Les 1-3 paires inférieures sont stériles, les supérieures sont bractéales; la tige se bifurque parfois au niveau d'un nœud inférieur, mais les ramifications sont toujours rares (Pl. 1 : 1). Bien que les feuilles bractéales soient opposées, il n'y a jamais qu'une seule fleur par nœud; ces fleurs ont une disposition en zig-zag remarquable : les feuilles florifères sont celles de deux orthostiques voisines, et, d'un nœud au suivant, les fleurs se trouvent alternativement sur l'une ou l'autre de ces orthostiques favorisées.

Pédicelles floraux grêles, dressés à l'anthèse, longs de 1-2 cm, sans

Source : MNHN, Paris

bractéoles; la fleur, longue de plus de 1 cm, se tient dressée, le lobe inférieur de la corolle largement étalé. Calice étroitement campanulé, long de 4 mm, large de 1,5 mm, à 5 dents triangulaires aiguës longues de 0,6-1 mm et courtement ciliées, entièrement scarieux sauf une bande vert-rougeâtre au milieu de chaque sépale. Corolle à tube long de 5 mm, bleu pâle, violet sur la face adaxiale. Les deux lèvres sont très inégales; lèvre supérieure (adaxiale) longue, rabattue horizontalement puis brusquement redressée, bleu-violet intense, blanche à l'extrémité; sommet terminé par deux dents aiguës irrégulièrement denticulées. Lèvre inférieure (abaxiale) étalée, à 3 lobes subégaux, tronqués, irrégulièrement sinués sur leur marge extérieure, bleu-violet intense, marqués de bleu clair près de la gorge, où s'insèrent deux staminodes jaune vif dépassant le « casque » de la lèvre supérieure (Pl. 1 : 2, 3, 4).

L'androcée comprend deux étamines fertiles insérées de part et d'autre de la lèvre supérieure, dans le tube, et les deux staminodes insérés dans les sinus de la lèvre inférieure. Les étamines fertiles, insérées près de la gorge de la corolle, sont contenues dans la lèvre supérieure; les filets courts, plats, courbés, tordus sur eux-mêmes, mettent les anthères, normalement introrses, en position extrorse dans le bouton. A l'anthèse, elles reprennent une position normale par basculement. Anthères à deux loges légèrement inégales portées côte à côte par un connectif élargi, placées l'une au-dessus de l'autre par la courbure des filets (Pl. 1 : 6, 7). Les deux anthères sont jointes.

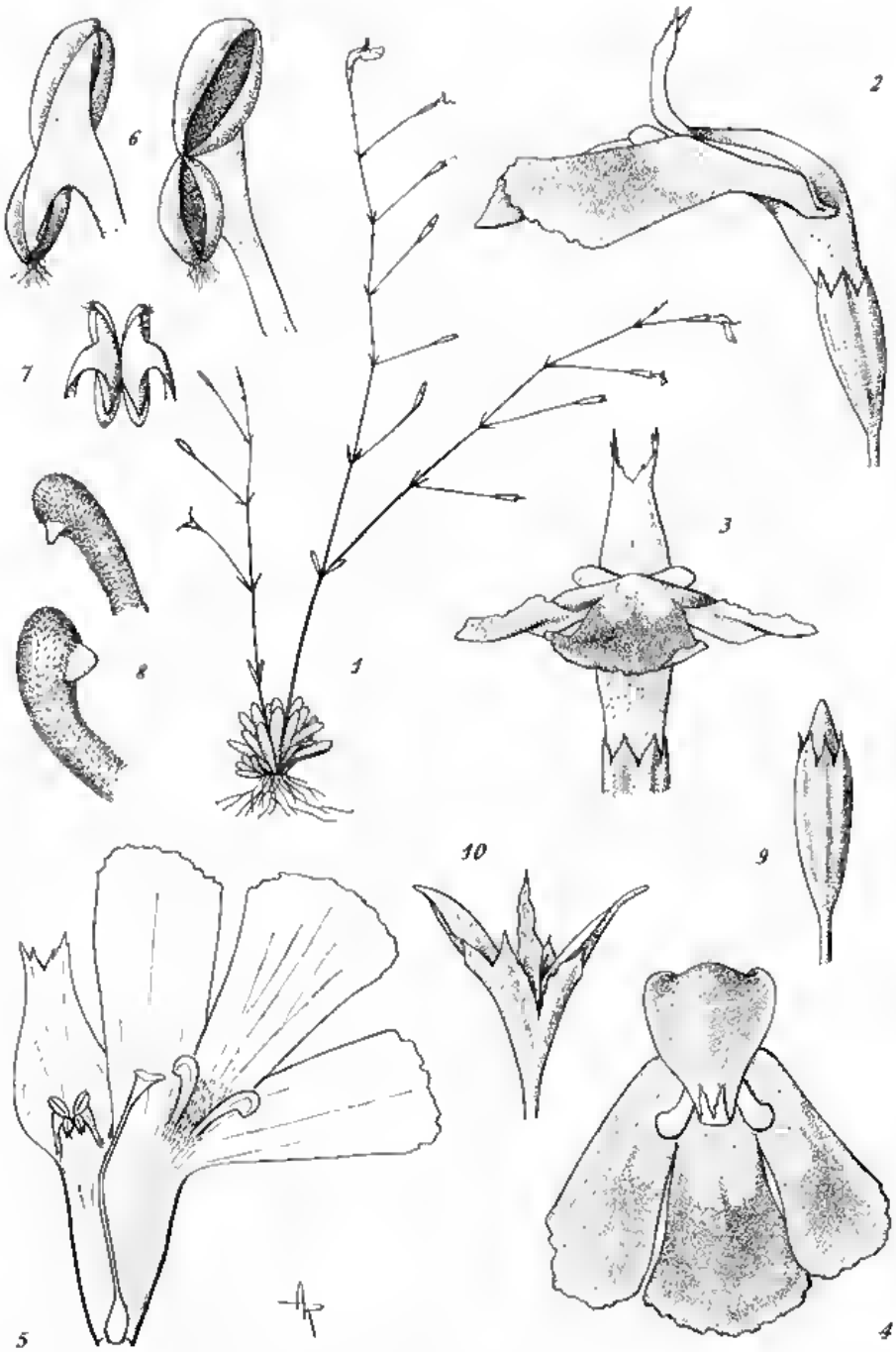
Les staminodes, comme toujours chez les *Ilysanthes*, comprennent une partie basale papilleuse d'aspect glandulaire, généralement appelée appendice, qui porte latéralement un filet relictuel plus ou moins développé (Pl. 1 : 8). Ici, la base papilleuse est bien développée, longue de 1,5 mm environ, cylindrique, un peu en massue au sommet; elle porte latéralement, près de son extrémité, un petit bec obtus non papilleux, mais il arrive que toute trace de filet ait disparu. Vis-à-vis des petits insectes liés à la biologie florale, ces staminodes jaunes, posés sur une lèvre inférieure bleu-violet et sous une lèvre supérieure à sommet blanc, ont un rôle attractif évident. Entre les staminodes, la corolle porte des poils en massue, visqueux, sur lesquels restent accrochés les grains de pollen. Le stigmate repose sur cette plage poilue (Pl. 1 : 5).

Petit ovaire biloculaire à nombreux ovules, long style courbé, stigmate en entonnoir légèrement bilabié, la lèvre antérieure plus grande; petit disque cupuliforme à la base.

Le fruit, capsule oblongue-linéaire aiguë au sommet, dépasse le calice; la déhiscence se fait en deux valves qui s'arquent vers l'extérieur, laissant apparaître au milieu la lame placentaire qui porte les graines.

Par son appareil végétatif si étrange pour un *Ilysanthes*, l'*I. yaundensis* apparaît très proche d'*I. Welwitschii* et *I. Gossweileri* (dont il se sépare toutefois par nombre de caractères mineurs, mais nets). Entre autres, ces espèces ont en commun les caractères de la section *Pentacme* Urban (Ber. Deutsch. Bot. Ges. **2** : 435 (1884) : — calice courtement 5-denté — capsule

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — *Hypsanthes yaundensis* S. Moore; **1**, port de la plante, × 2/3, **2**, **3**, **4**, corolle vue de profil, de face, et d'au-dessus, × 5; **5**, corolle fendue sur le côté, × 5; **6**, étamine, vue de face et de dos, × 20; **7**, position des étamines dans le bouton, avant leur basculement, × 10; **8**, deux formes différentes de staminodes, × 20; **9**, capsule, × 5; **10**, capsule après déhiscence, × 5. (**1** à **8** d'après J. et A. Raynal 11916, étude in vivo; 9 et 10 d'après Jacques Félix 2228).

Source : MNHN, Paris

ovale *(I. Welwitschii)* ou oblongue-linéaire *(I. yaundensis)* — staminodes à appendices épais-glanduliformes et filets très réduits.

Elles se situent donc sans ambiguïté dans la section *Penlacme* Urban, section typiquement africaine. Il faut noter que Engler, lors de la description originale d'*I. Welwitschii*, a placé cette espèce dans la section *Bonnaya* Urban, position qui me paraît sans fondement.

Il est remarquable que ces trois espèces, si distinctes des autres, se rattachent à la section des *Penlacme* qui est elle-même la plus différenciée des trois sections du genre, et la seule qui soit géographiquement limitée à un continent.

L'*Ilysanthes yaundensis* semble bien être endémique du Cameroun central; il n'est actuellement connu que du triangle Yaoundé — Mésaména — Nanga-Eboko :

Zenker 1487, Yaoundé, 1897 (Type, BM!); 1489, Yaoundé, 1897 (P!).

Jacques-Félix 2228, Yaoundé, colline de gneiss; colonise la tourbe mouvante des rochers, oct. 1938 (P!); 4838, Yaoundé, août 1939 (P!).

R. Letouzey 1657, rocher de Bamelap (feuille IGN 1/200 000 Nanga-Eboko), 14.4.1959 (P!); 4267, 4-5 km SW de Chouam (40 km S de Mésaména), 16.2.1962 (P!).

J. et A. Raynal 9505, Yaoundé, mont Bankolo, 8.2.1963 (P!); 11916, id. loc., 14.11.1964 (P!).

Écologie et biologie

L'écologie de l'*I. yaundensis* est tout à fait remarquable. Cette plante croît sur des croupes rocheuses dénudées, des inselbergs, qui émergent de la forêt dans la partie septentrionale de la zone forestière équatoriale. Elle y forme de petits tapis, sur un sol humique, d'aspect tourbeux, épais de 1 à 2 cm.

J'ai pu observer cette espèce à plusieurs reprises sur le Mont Bankolo, à Yaoundé, où Zenker est monté et d'où, très probablement, vient le spécimen type. Le Mont Bankolo, colline migmatitique abrupte, a un sommet dénudé en pain de sucre émoussé, où alternent les pentes rocheuses nues et les prairies graminéennes. C'est à la partie supérieure des croupes rocheuses qu'il faut rechercher l'*Ilysanthes* (Pl. 2).

Selon le mode d'altération et d'érosion propre aux inselbergs, les pentes rocheuses, en forme de croupes à pentes plus fortes vers le bas, se desquament en écailles parallèles à la surface, qui glissent au bas de la pente. Le départ d'une écaille laisse à sa partie supérieure un microsurplomb, haut de ½ à quelques cm, à l'abri duquel s'installent rapidement des mousses, créant une mince couverture poreuse bientôt colonisée par l'*Ilysanthes;* il y édifie un tapis qui admet quelques pieds distants d'un *Cyanotis* [1], et une petite Graminée annuelle ténue, *Sporobolus infirmus* Mez (Pl. 2 : C). Ce petit groupement à *Ilysanthes* dominant semble seul pouvoir s'accommoder de ces conditions. La plante existe également avec ses

1. *Cyanotis* sp. : J. et A. Raynal 11 952.

Source : MNHN, Paris

compagnes habituelles, dans les minuscules cuvettes, de 1 à 2 dm de diamètre, très peu profondes, où quelques gravillons se maintiennent; cependant, dès que la cuvette est assez profonde pour que l'humus s'y accumule et pour que l'eau s'y conserve un peu, des Graminées élevées s'installent et éliminent rapidement l'*Ilysanthes* (Pl. 2 : A et B, « îlots à *Loudetiopsis*, *Scleria*, *Eragrostis* »). Quelques fragments de plaques, entraînés avec leur sol par l'érosion, peuvent se maintenir quelque temps, un peu plus bas, accrochés aux aspérités du rocher; mais ces individus ne tardent pas à périr (Pl. 2 : A).

Cependant, le biotope favori de la plante se situe à la partie supérieure des croupes rocheuses, en limite du tapis graminéen qui s'installe dès que la pente devient assez faible pour qu'un sol suffisant se maintienne sur le rocher. Ici, l'*Ilysanthes* forme une frange bien développée qui avance sur la dalle nue, précédant une ceinture à *Eragrostis sp.* [1], *Loudetiopsis ambiens* (K. Schum.) Conert et *Scleria melanotricha* Hochst. ex A. Rich. sur sol encore mince, qui passe elle-même à une prairie sommitale à *Loudetia kagerensis* (K. Schum.)Hubb. dès que le sol devient plus épais. C'est dans cette position que l'*Ilysanthes* trouve les conditions hydriques les plus favorables : l'eau des pluies est retenue par le sol de la prairie à *Loudetia kagerensis;* elle s'écoule lentement au contact du rocher, et suinte, longtemps après chaque pluie, en haut de la croupe dénudée où elle se perd, par évaporation, quelques mètres plus bas. Ce suintement est apparent au niveau de la ceinture à *Loudetiopsis ambiens* et *Scleria melanotricha*, deux espèces d'ailleurs typiquement hygrophiles, la première des marais tourbeux et la seconde des marécages sur rochers.

C'est très probablement l'épuisement des suintements le long des pentes qui explique l'absence d'*Ilysanthes*, et leur mort rapide lorsqu'ils sont entraînés vers le bas des croupes. Pendant la saison des pluies, la plante demande à être dans un milieu mouillé en permanence; milieu mouillé, mais parfaitement aéré : elle ne semble pas supporter l'eau qui stagne, si peu soit-il, dans les creux de rochers.

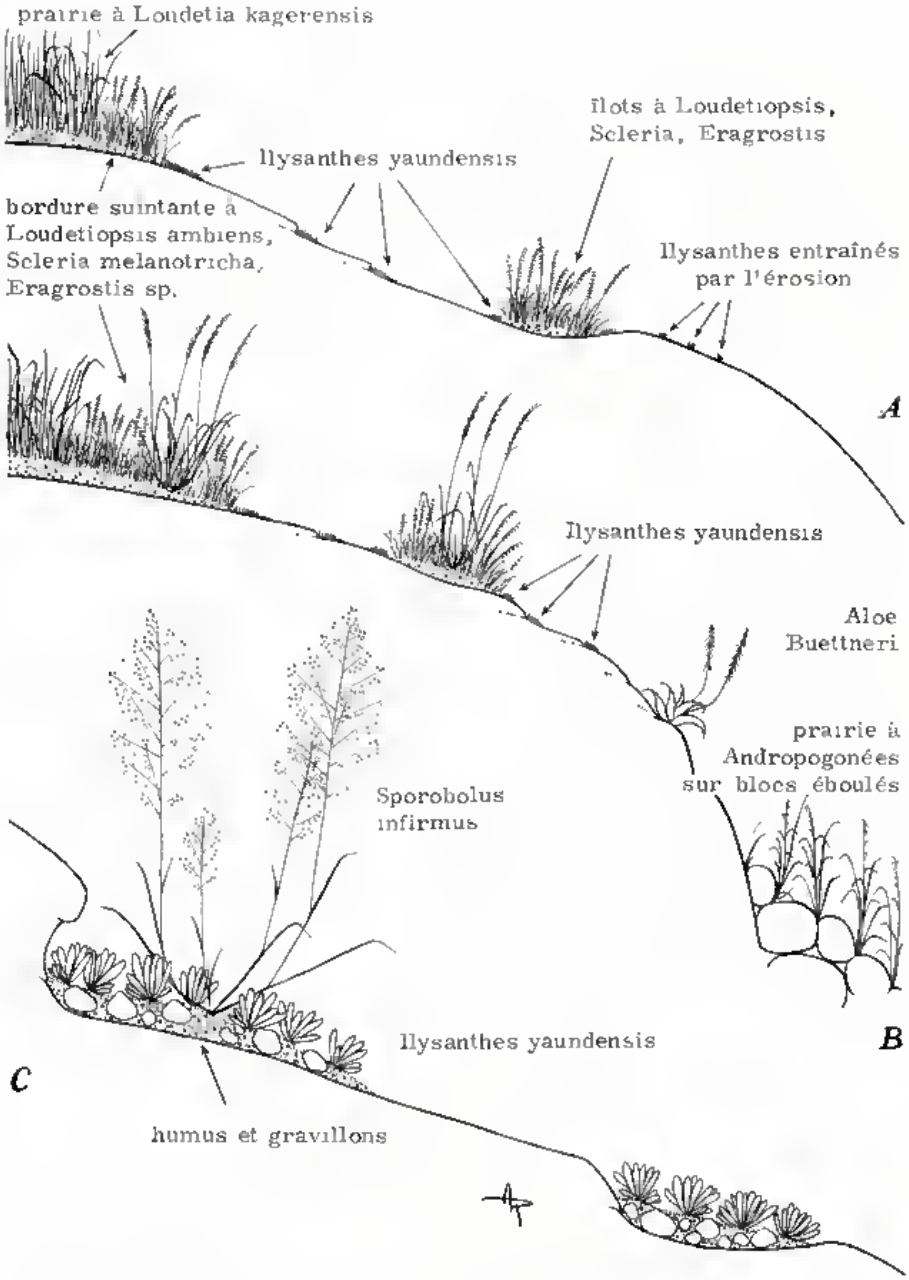
Cependant, ces suintements sont temporaires; lors des saisons sèches, brèves mais bien marquées dans ces régions, ils disparaissent, et la mince pellicule humique couverte de rosettes se dessèche sévèrement sous l'influence de l'échauffement des surfaces rocheuses et de l'ensoleillement intense. Les rosettes, devenues rouge sombre, se flétrissent, et résistent ainsi, en vie ralentie, à l'extrême aridité édaphique temporaire de ces milieux.

Dès le retour des pluies, la plante reprend son activité avec une rapidité d'espèce reviviscente; dans ces milieux régulièrement alimentés en eau par les suintements, elle croît rapidement et se comporte en hygrophile; c'est avant tout une plante des suintements sur dalles, cas particulier des marécages temporaires sur rochers, où l'eau, très pure, est abondante pendant les pluies, mais ne séjourne jamais.

La biologie de l'*Ilysanthes yaundensis* montre un antagonisme net : bien que capable de supporter l'extrême sécheresse des dalles nues expo-

1. *Eragrostis* sp. : J. et A. Raynal 11 918.

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — Schémas des biotopes à *Ilysanthes yaundensis*: **A** et **B**, deux coupes schématiques de croupes rocheuses montrant les principaux biotopes à Ilysanthes, × 1/50; **C**, schéma de deux colonies d'Ilysanthes installées à la faveur de petits accidents de la surface rocheuse, × 1/3. (Mont Bankolo, près Yaoundé, 14 nov. 1964.)

Source : MNHN, Paris

sées au soleil, cette espèce mène une vie active d'hygrophyte. Sa phénologie vient confirmer ce fait : comme la plupart des plantes de marais temporaires, elle fleurit à la fin de la saison des pluies; mes observations dans la nature, complétées par l'étude des spécimens d'herbier, montrent deux époques de floraison par an (nous sommes à cette latitude sous régime équatorial) : octobre-novembre et avril-mai, périodes qui correspondent en effet à la fin des deux saisons humides annuelles.

Essai de culture

Cette petite espèce, aussi jolie qu'intéressante, méritait un essai d'acclimatation dans les serres européennes, mais son écologie particulière s'opposait à une culture aisée. Une tentative intéressante a pu être faite dans les serres de la Faculté des Sciences d'Orsay, grâce à la bienveillance de M. le Professeur Mangenot et à la compétence de M. Ehrmann.

J'ai récolté des plaques de rosettes en période de repos, faciles à détacher du rocher avec leur mince couche de sol que le dense feutrage de racines maintient parfaitement; le transport s'est effectué ainsi avec un minimum de perturbations. Afin de reconstituer des conditions comparables aux conditions naturelles, ces plaques ont été posées, sans apport d'autre sol que la pellicule venue avec les plantes, sur une brique poreuse à demi immergée dans un bac d'eau de pluie; une constante alimentation en eau et une parfaite aération du substrat étaient ainsi assurées. Les plantes ont rapidement repris leur croissance et, placées en pleine lumière, ont abondamment fleuri. Elles n'ont pas fructifié : une fécondation croisée (par l'intermédiaire de petits insectes, dans la nature) est très probablement obligatoire, et l'autofécondation semble impossible.

Malheureusement, après une année de culture satisfaisante, les *Ilysanthes* perdirent de leur vigueur et un grand nombre de rosettes périrent au cours de l'hiver. Faut-il invoquer le manque de saison de repos par dessèchement, les jours trop courts, la luminosité trop faible, pour tenter d'expliquer ces disparitions? D'autres expériences sont encore nécessaires, et les conditions exactes de culture restent à préciser sur certains points. Néanmoins, les quelques rosettes survivantes au printemps 1966 reprennent vigueur et fleurissent actuellement.

L'Ilysanthes yaundensis est un bon représentant de tout un groupe d'espèces, à la fois hélio-hygrophiles et résistantes au dessèchement, qui colonisent les rochers des pays humides; en cela son écologie est particulièrement intéressante. La morphologie de la fleur, également digne d'intérêt, place cette espèce dans la section des *Pentacme* Urban, section bien définie, représentée par des espèces pour la plupart connues depuis relativement peu de temps, et jusqu'à présent toutes africaines. Enfin, son appareil végétatif, exceptionnel dans le genre, donne à cette élégante petite espèce un attrait particulier.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

RECHERCHES SUR QUELQUES REPRÉSENTANTS TROPICAUX DE GROUPES VÉGÉTAUX TEMPÉRÉS [1]

par G. Lorougnon

On rencontre en Asie du Sud-Est un certain nombre de groupes végétaux qui font par contre défaut en Afrique tropicale, et paraissent de ce fait, ne pas appartenir aux vieux fonds floristique tropical : *Quercus*, *Acer*, *Carpinus*, *Cerasus*, *Pinus*, etc... Ces faits, dont on retrouve des équivalents dans le Nouveau Monde (où le genre *Quercus* descend jusqu'en Colombie), sont indiscutablement liés aux structures géographiques, ayant permis des migrations Nord-Sud, — qui n'ont pu se produire en Afrique, en raison des barrières que constituent la Méditerranée et le Sahara (cf. A. Aubréville, 1955).

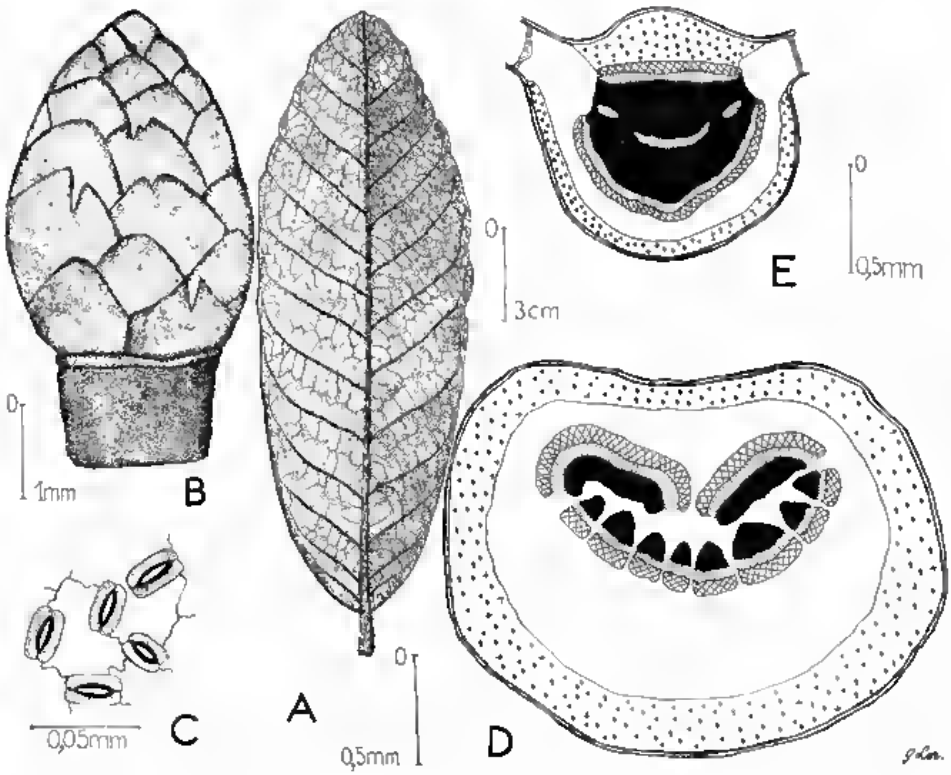
Si la présence de ces groupes en Asie du Sud-Est est effectivement le résultat de migrations issues de l'Asie tempérée, on peut penser que certaines particularités de leur structure ont conservé l'empreinte de cette origine, alors que d'autres caractères morphologiques et anatomiques de ces plantes seront au contraire liés à leur habitat actuel.

C'est ce que nous avons recherché chez quelques espèces de Fagacées et d'Acéracées provenant des montagnes du Cambodge et du Vietnam [2]. Nous avons effectué des coupes dans le limbe et dans le pétiole de ces plantes. La structure anatomique des pétioles étant susceptible de varier suivant le niveau (cf. Petit, Bouygues, Cortesi, A. Camus, etc.) il importe, afin d'obtenir des termes de comparaison valables, d'opérer à un niveau constant et caractéristique. A l'exemple de Cortesi, nous avons donc, contrairement au point de vue de Petit, choisi comme « coupes caractéristiques » celles pratiquées dans la région moyenne du pétiole. Pour l'étude des stomates, nous avons utilisé la méthode à l'acétate de cellulose (dissous dans l'acétone), préconisée par E. Boureau, — technique qui n'altère pas les spécimens, et fournit un moulage transparent de la surface de l'épiderme.

1. Résumé d'un travail poursuivi au Laboratoire de Botanique tropicale de la Faculté des Sciences de Paris, sous la direction du Professeur Schnell.

2. Les spécimens étudiés dans ce travail ont été récoltes par M. Schnell.

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — *Quercus kerrii* Craib. : **A**, feuille; **B**, bourgeon; **C**, stomates; **D**, coupe du pétiole; **E**, coupe de la nervure médiane.

1. ÉTUDE DE QUELQUES FAGACÉES DU SUD-EST ASIATIQUE

Le grand genre *Quercus* est répandu dans la zone tempérée de l'Ancien et du Nouveau Monde. Son sous-genre *Cyclobalanopsis*, par contre, vit en Asie du Sud-Est et dans les îles malaises. Sa répartition est ainsi comparable à celle des genres *Lithocarpus* et *Castanopsis*.

Quercus kerrii Craib (Pl. 1).

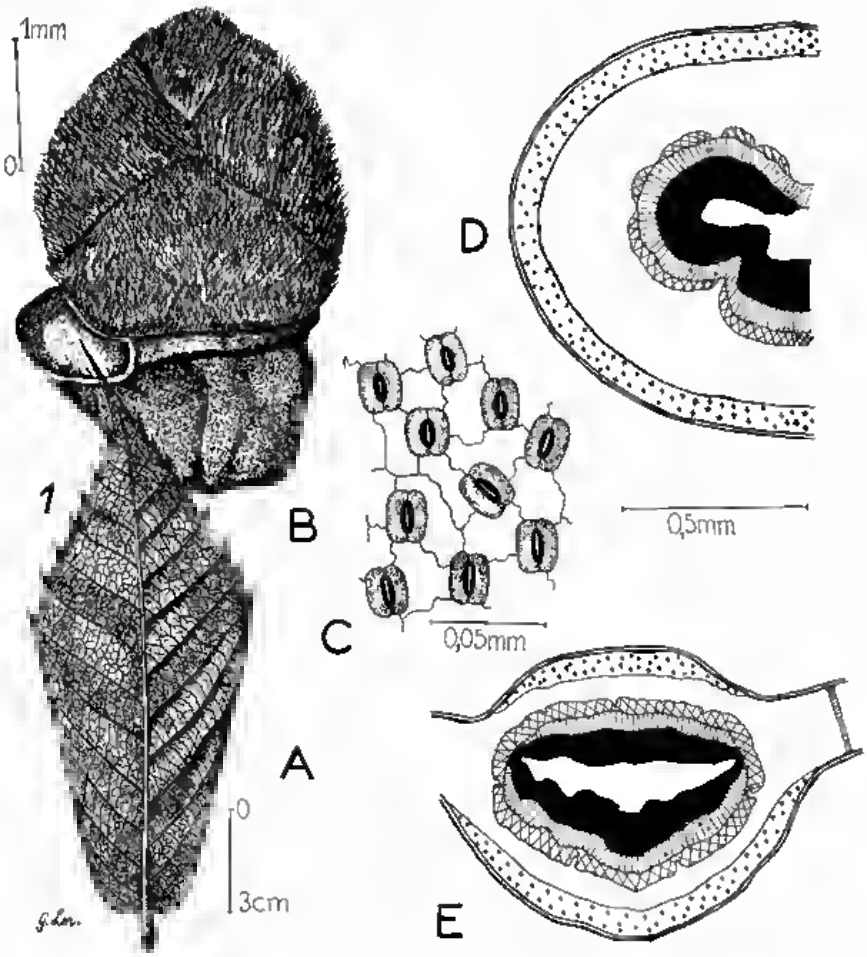
Quercus kerrii est un arbre de 7-8 m, à rameaux d'abord sillonnés, densément fauves veloutés, puis arrondis. Il est connu au Siam et au Vietnam Sud. Ses feuilles sont lancéolées-subelliptiques, oblongues ou oblongues-lancéolées, obtuses ou rétuses au sommet, légèrement asymétriques à la base, longues de 10-24 cm., larges de 3-7, 5 cm, à bords dentés. Elles sont signalées comme tomenteuses sur les deux faces; les spécimens que nous avons étudiés, sans doute en raison de leur âge, étaient plus ou moins glabres, sauf la nervure médiane sur sa face inférieure. Ils provenaient d'une forêt claire à *Dipterocarpus tuberculatus*, vers 300 m d'altitude, entre Dalat et Phan-Rang.

Les stomates, très nombreux et uniformément répartis sur la face

Source : MNHN, Paris

inférieure, sont subrectangulaires, avec une ostiole à parois fortement cutinisées. Longs de 17-25 μ et larges de 10-18, ils ont une densité moyenne de 74 par mm².

Le pétiole, densément couvert de bouquets de poils aigus, possède un collenchyme sous-épidermique et un parenchyme général riche en



Pl. 2. — *Quercus setulosa* Hickel et A. Camus : **A**, feuille; **B**, bourgeon; **C**, stomates; **D**, coupe du pétiole; **E**, coupe de la nervure médiane.

oursins d'oxalate de calcium. Entouré d'un anneau discontinu de fibres peu lignifiées, à parois épaisses, l'appareil conducteur comporte un anneau de faisceaux cribrovasculaires, parmi lesquels deux grands du côté inférieur et plusieurs petits du côté supérieur. On note de l'oxalate dans le massif libérien. La région médullaire est constituée de grandes cellules plus ou moins lignifiées.

De section plan-convexe, la nervure médiane possède un collenchyme sous-épidermique à membranes peu épaissies. Le parenchyme y

Source : MNHN, Paris

est très riche en oursins. L'anneau fibreux comprend un grand arc convexe à la partie inférieure, et un petit arc quasi rectiligne vers le haut. Il y a deux faisceaux libéro-ligneux.

Le limbe proprement dit possède un épiderme à membranes latérales épaisses. Il n'y a pas d'hypoderme supérieur. Le tissu palissadique comporte deux assises, la troisième étant peu individualisée; le parenchyme lacuneux renferme quelques mâcles. L'épiderme inférieur a des membranes minces et porte quelques poils.

Quercus setulosa Hickel et A. Camus (Pl. 2).

Arbre atteignant 25 à 30 m, *Q. setulosa* a été signalé dans le massif du Lang Bian (Vietnam) par Poilane. Nos spécimens proviennent d'un ravin proche de Dalat, dans cette même région.

Assez petites (6 cm sur 3), les feuilles sont assez allongées, un peu cordées à la base, avec un maximum de largeur vers leur milieu. Au-dessus de leur tiers inférieur, elles sont munies de dents aiguës.

Les bourgeons, sur les spécimens étudiés, sont petits (5 mm), d'abord globuleux et à tomentum blanchâtre, puis glabres et allongés. Ils présentent des écailles étroitement imbriquées.

Le pétiole, muni de poils tecteurs bifides ou trifides, très caducs, présente un épiderme par endroits interrompu par des formations subéreuses de 3 à 4 assises, un collenchyme sous-épidermique et un parenchyme général riche en oursins, surtout vers la face supérieure. L'anneau de sclérenchyme, peu épais, est plus ou moins dissocié; le manchon libéro-ligneux est continu, subtriangulaire en section, avec de l'oxalate dans sa partie libérienne; l'anneau ligneux, légèrement ouvert vers le bas, comprend deux grands massifs latéraux, que coiffe vers le haut un massif beaucoup plus petit.

La nervure médiane, sensiblement biconvexe, présente un anneau libéro-ligneux entourant une région médullaire à grandes cellules à méats. Le tissu palissadique comporte deux assises, et le tissu lacuneux 3 à 4. Il n'y a pas d'hypoderme sous l'épiderme supérieur. Des colonnes de sclérenchyme donnent de la solidité au limbe.

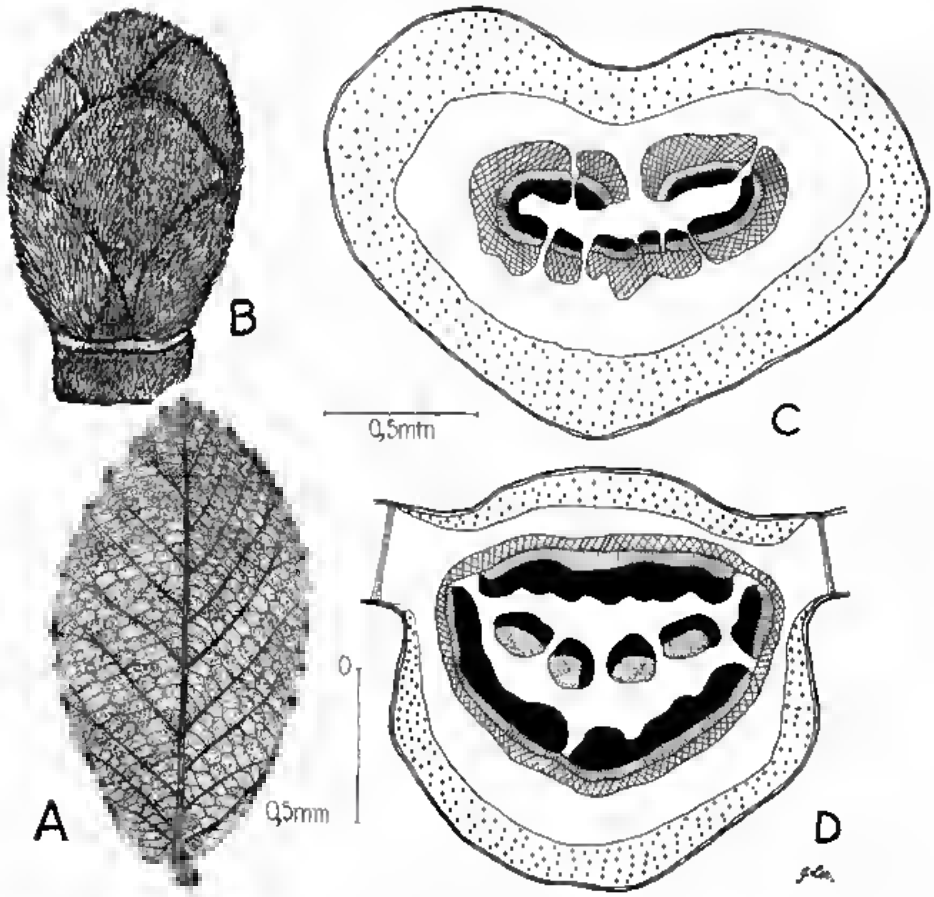
Quercus lanata Sm. in Wall. (*Q. lanuginosa* Don) (Pl. 3).

Arbre à feuilles et rameaux caractérisés par leur tomentum abondant, *Q. lanata* est connu au Vietnam (Nord et Sud), en Thaïlande et en Inde. Les spécimens que nous avons examinés proviennent de divers points de la région montagneuse de Dalat (Vietnam), où l'espèce vit dans des forêts claires.

Ses bourgeons sont petits (4 mm), subglobuleux, à écailles peu nombreuses et larges, couvertes de poils à l'extérieur.

Ses feuilles sont coriaces, oblongues-lancéolées ou elliptiques-oblongues, aiguës et grossièrement dentées en scie, surtout dans les 2/3 supérieurs.

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — *Quercus lanata* Sm. : **A**, feuille; **B**, bourgeon; **C**, coupe du pétiole; **D**, coupe de la nervure médiane.

Le pétiole, de section subtriangulaire, porte de nombreux poils tecteurs effilés, en touffes ou isolés. Les cellules épidermiques sont petites, à paroi épaisse. Puis viennent 3 ou 4 assises de collenchyme à petites cellules, et un parenchyme à grandes cellules. Le sclérenchyme forme un anneau discontinu, avec des éléments à grand lumen. L'anneau des faisceaux est largement ouvert vers la face inférieure; le parenchyme médullaire est développé.

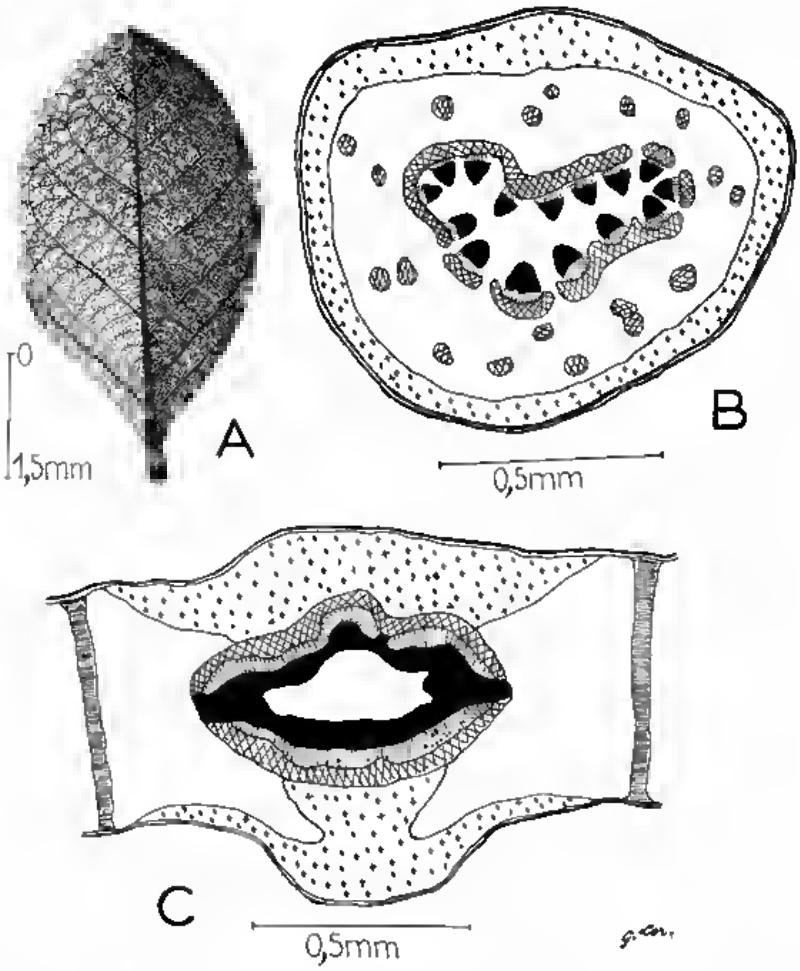
L'épiderme supérieur est formé de cellules très allongées. Les stomates sont nombreux, sur la face inférieure du limbe, mais paraîtraient faire défaut sur les nervures; ils sont allongés, subrectangulaires, avec une densité moyenne de 58 par mm². Le collenchyme, localisé dans le voisinage de la nervure médiane, forme 3 assises à son niveau, 2 seulement ailleurs.

Source : MNHN, Paris

Lithocarpus leiophylla A. Camus (Pl. 4).

Arbre généralement petit (2-5 m) à rameaux d'un brun foncé, glabres, cannelés, couverts de lenticelles. L'espèce est signalée au Cambodge, notamment dans la montagne de l'Eléphant. Notre spécimen provient du plateau du mont Bokor (alt. 900-1000 m), dans cette même région.

Les feuilles sont très typiques : presque sessiles, elliptiques, arrondies



Pl. 4. — *Lithocarpus leiophylla* A. Camus. **A**, feuille; **B**, coupe du pétiole; **C**, coupe de la nervure médiane.

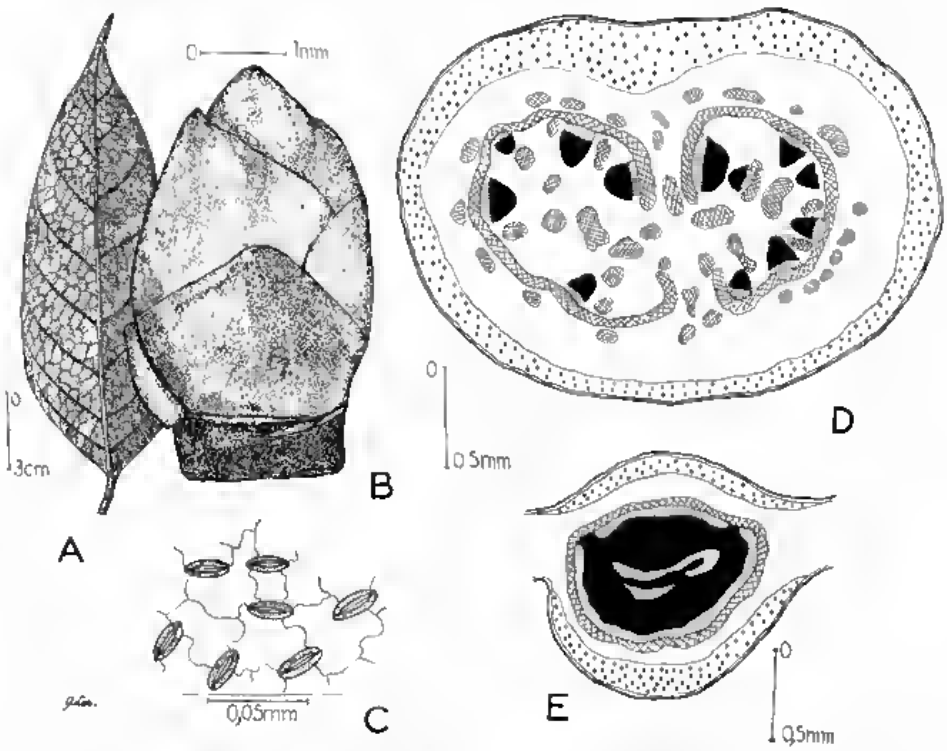
ou obtuses au sommet, très coriaces et épaisses, à marge entière, à nervure médiane saillante sur la face inférieure, les latérales étant peu marquées. Il s'agit d'une espèce sclérophylle.

De section biconvexe à la base et presque plan-convexe au milieu, le pétiole possède un épiderme très haut, un hypoderme lignifié, puis

Source : MNHN, Paris

un collenchyme. Le parenchyme général est riche en sclérites à parois épaisses — isolés ou groupés — et en oursins. L'anneau de sclérenchyme est épais, plus ou moins discontinu. L'arc libéro-ligneux est morcelé. Le parenchyme médullaire, de grande taille, renferme des oursins et des sclérites.

Le limbe possède un épiderme supérieur à cellules très hautes, — caractère dont A. Camus a souligné qu'il est représentatif des espèces



Pl. 5. *Castanopsis Pierrei* Hance : **A**, feuille; **B**, bourgeon; **C**, stomates; **D**, coupe du pétiole; **E**, coupe de la nervure médiane.

sclérophylles du genre *Lithocarpus*. Il n'y a pas d'hypoderme, sauf au voisinage de la nervure médiane. Par contre la cuticule de l'épiderme est très épaisse. Le tissu palissadique, formé de cellules démesurément hautes, est très développé et atteint 170 μ de hauteur, soit environ le tiers de l'épaisseur du limbe. Il comprend trois couches de cellules, dont l'externe est la plus développée. Le tissu lacuneux est très développé. Les oursins abondent dans tout le mésophylle. Les sclérites, petits, sont isolés, tantôt groupés. Les cellules de l'épiderme inférieur ont des parois latérales assez épaisses.

Source : MNHN, Paris

Castanopsis Pierrei Hance (Pl. 5).

Le spécimen étudié, qui paraît devoir être rapporté à l'espèce *C. Pierrei*, provient d'une forêt dense humide des pentes du mont Bokor (Cambodge), vers 200 mètres d'altitude.

Les bourgeons sont très petits (2-3 mm), globuleux, à écailles larges et imbriquées, peu nombreuses.

Les feuilles sont coriaces, mais peu épaisses, subelliptiques-lancéolées, acuminées, souvent obliques au sommet, entières, très glabres, avec des nervures latérales ténues et arquées. Les stomates sont allongés, à ostiole linéaire à disposition régulière sur la face inférieure, avec une densité de 58 par mm², absents sur la supérieure.

Le pétiole possède un épiderme à membranes un peu épaissies. Il n'ay a pas d'hypoderme proprement dit; le collenchyme comprend 3 à 4 assises de cellules allongées tangentiellement. Le parenchyme est riche en oursins. Les faisceaux libéro-ligneux forment deux zones symétriques par rapport au plan médian. Le sclérenchyme constitue deux arcs coiffant les faisceaux et de nombreux petits massifs surtout disséminés dans la partie médullaire.

Le limbe présente un épiderme à membranes très épaissies vers l'extérieur, un hypoderme à 1-2 assises, un tissu palissadique à 3 couches. Il n'y a pas d'hypoderme du côté inférieur. Le parenchyme foliaire est riche en oursins. La nervure médiane présente un liber interne, mais il n'y a pas de parenchyme médullaire.

II. ÉTUDE DE QUELQUES ACÉRACÉES DU SUD-EST ASIATIQUE

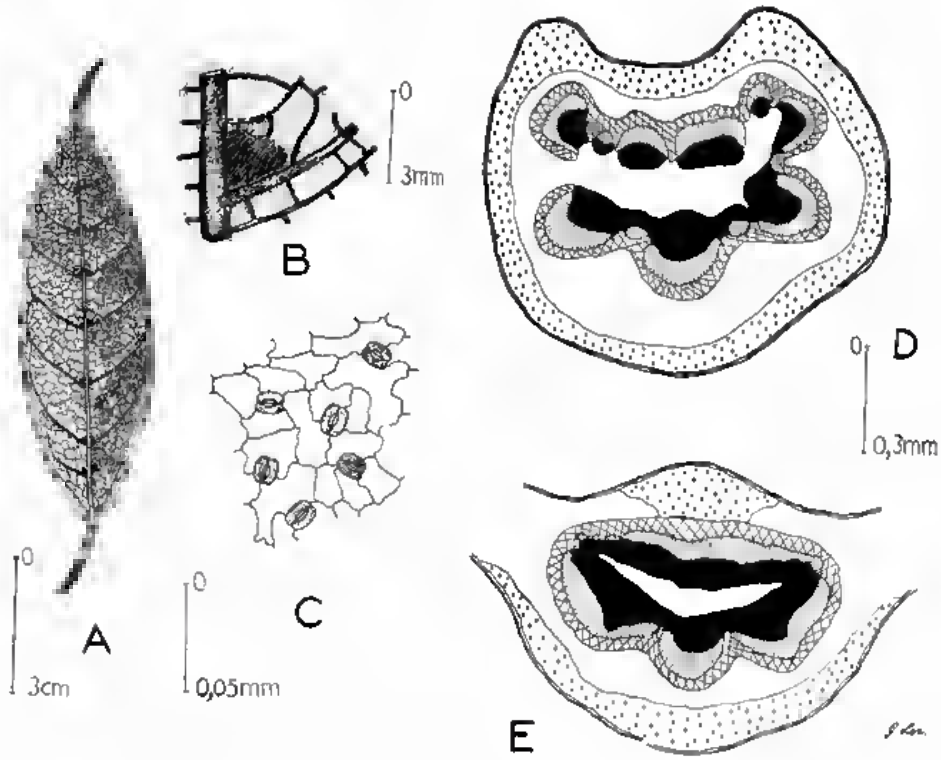
La famille des Acéracées, qui comprend près de 200 espèces, groupées en 2 genres *Acer* et *Dipteronia* (ce dernier monospécifique et vivant en Chine centrale) vit essentiellement dans l'hémisphère Nord, avec, semble-t-il, deux centres de dispersion, l'un à l'est de l'Himalaya, l'autre en Europe orientale. Plusieurs espèces vivent dans le Sud-Est asiatique (Gagnepain, dans la Flore de l'Indochine, en 1950, en mentionne 13); une espèce (*A. niveum* Bl.) atteint Java et Sumatra. Dans le Nouveau Monde, les *Acer* existent du Canada jusqu'au Mexique. Des restes fossiles ont été trouvés dans les terrains tertiaires des régions arctiques. Pour Pax, les *Acer* seraient d'origine arctique.

Acer campbellii Hook. et Th. (Pl. 6).

A. campbellii est connu des montagnes d'Indochine, où Pételot l'a signalé à Fan-Tsi-Pan (Tonkin) vers 2 800 m. Nos spécimens proviennent de la forêt dense montagnarde du mont Langbian, vers 2 000 m, où cet arbre est assez abondant. Ils nous ont paru, particulièrement en raison de leur fruit, devoir être rapportés à cette espèce.

Le limbe est 5-7 palmatilobé, tronqué à la base, à marges dentées

Source : MNHN, Paris



Pl. 6. — *Acer campbellii* Hook. et Th. : **A**, feuille, avec les domaties sur la face inférieure; **B**, une domatie; **C**, stomates; **D**, coupe du pétiole; **E**, coupe de la nervure médiane.

en scie, à lobes triangulaires terminés par un long acumen caudé. Il existe des domaties constituées par une touffe de poils à la base des nervures secondaires. Les stomates sont très petits (longs de 10 μ à peine), elliptiques, à densité de 54 par mm².

Le pétiole, de section sub-elliptique, possède un hypoderme régulier, un collenchyme abondant, formé de deux zones, un anneau de sclérenchyme continu, paraissant formé de plusieurs arcs réunis, l'inférieur étant plus grand et étalé; les faisceaux libéro-ligneux sont jointifs, le plus gros d'entre eux se trouvant du côté inférieur.

Acer laevigatum Wall. = *Acer oblongum* Wall. var. *laevigatum* Vesmael.

Arbre atteignant 20 m et 30 cm de diamètre, *A. oblongum* var. *laevigatum* est connu des montagnes du Vietnam, et de Chine. Nos spécimens proviennent d'une forêt dense, vers 1 300 m, près de Dalat (Vietnam).

Les feuilles sont entières, oblongues, lancéolées, arrondies ou obtuses à la base, longuement acuminées aiguës. Les trois nervures basilaires, — la médiane et deux latérales peu marquées — sont très caractéristiques et paraissent plaider pour une origine de ce limbe entier à partir de formes à feuilles lobées. Il existe des domaties en touffes de poils à l'aisselle des nervures latérales.

Source : MNHN, Paris

Les stomates, très petits (longueur : 15 μ) et localisés sur la face inférieure, ont une densité de 51 par mm².

De section presque circulaire, avec une échancrure, le pétiole poséde un épiderme à membranes épaisses, un hypoderme d'une assise régulière, un collenchyme abondant, formé de deux couches, la première à cellules allongées tangentiellement, l'interne à cellules allongées radialement Le parenchyme est assez développé. Le sclérenchyme forme un anneau à contour sinueux. Les faisceaux libéro-ligneux sont logés dans ses concavités internes. Il y a, dans le parenchyme libérien et dans la moelle, des cellules sécrétrices.

Dans la nervure médiane, l'épiderme et l'hypoderme ont les mêmes caractères que dans le pétiole. Le collenchyme est peu développé et forme deux zones, vers les faces supérieure et inférieure. Le sclérenchyme forme un anneau continu. Le limbe ne posséde qu'une assise palissadique bien individualisée, la seconde n'étant que peu différenciée. Le tissu lacuneux est bien développé.

Comme chez l'espéce précédente, l'appareil conducteur du pétiole présente la « barre de fermeture » (au sens de Bouygues), déjà signalée par les divers auteurs chez d'autres espèces d'*Acer*.

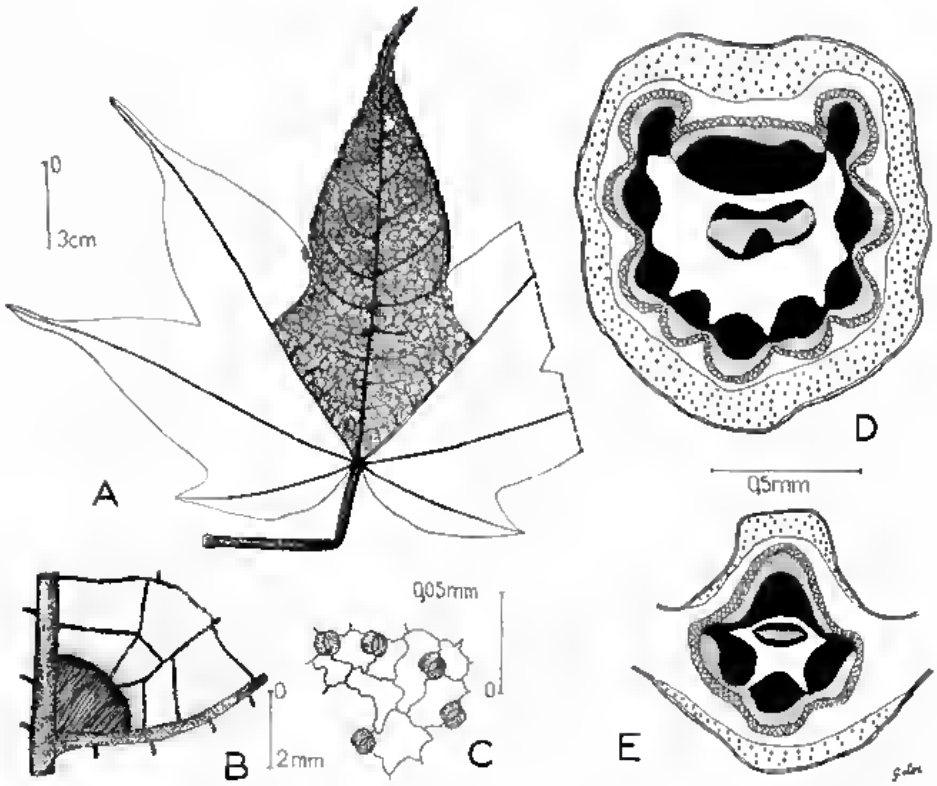
CONCLUSIONS

Les espèces étudiées, qui appartiennent à des groupes répandus dans les pays tempérés, présentent une morphologie foliaire trés comparable à celle des arbres fonciérement tropicaux. Les espéces vivant en forêt dense humide *(Castanopsis pierrei*, *Acer campbellii*, *A. oblongum* var. *laevigatum)* possèdent de longs acumens comme la chose est courante pour les espéces vivant dans cette formation ombrophile. Ces acumens développés font défaut chez les espéces vivant en forêt claire ou en terrain découvert. Simultanément ces espèces ont des feuilles à cuticule très développée. Chez *Lithocarpus leiophylla*, qui peut vivre sur des escarpments rocheux (comme c'était le cas pour notre spécimen du Bokor), la feuille, coriace, est obtuse ou arrondie au sommet. Ainsi les genres étudiés nous ont présenté des espéces appartenant les unes à la flore forestière humide, les autres à une flore relativement sèche.

Des conclusions intéressantes nous sont également fournies par la structure des bourgeons. On sait que, dans les flores tropicales, ceux-ci sont protégés par des dispositifs variés (stipules, indumentum,...), dont J. Lebrun (1947, p. 407-409) a fait une récapitulation pour les espéces d'une région du Congo. Par contre les bourgeons à écailles bien différenciées et relativement nombreuses, paraissent fort peu fréquents chez les arbres tropicaux.

Les bourgeons, que nous avons pu examiner chez *Quercus selulosa* et *Q. lanuginosa*, présentent une structure comparable à celle des bourgeons des arbres tempérés, avec de véritables écailles. Ce fait avait déjà été souligné par T. R. Resvoll chez certains *Quercus* de Java. Nous pensons,

Source : MNHN, Paris



Pl. 7. — *Acer laevigatum* Wall. : **A**, feuille, avec les domaties sur la face inférieure; **B**, une domatie; **C**, stomates; **D**, coupe du pétiole; **E**, coupe de la nervure médiane.

avec cet auteur, qu'une telle structure pourrait être un caractère atavique, témoignant de l'origine de ces arbres à partir d'une aire tempérée, — ce qui d'ailleurs n'exclut pas que les Fagacées aient pu avoir, à une époque bien plus lointaine, une origine indo-malaise ou pacifique, comme cela a été envisagé par certains (et notamment par Engler). Ainsi ces représentants tropicaux de groupes tempérés présentent à la fois des caractères liés à leur origine tempérée et des caractères tropicaux liés à leur milieu tropical actuel.

Bibliographie

Aubréville, A. — La disjonction africaine dans la flore forestière tropicale. C.R. Soc. Biogéogr. (1955).

Bambacioni-Mezzetti. — Contributo all'anatomia comparata delle Querce italiane. Annali di Botanica **10**, 2.

Camus, A. — Les Chênes (1936-1954).

Cortesi, R. — Contribution à l'anatomie des pétioles des *Acer*. Bull. Inst. Bot. gén. Univ. Genève (1942).

Emberger, L. — Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants (1944).

Source : MNHN, Paris

GAGNEPAIN, F. — Acéracées, in LECOMTE, Flore Générale de l'Indochine. **5** (1931); Suppl. **1** (1950).
HICKEL, R. et CAMUS, A. — Fagacées, in LECOMTE, Fl. Gén. Indochine, **5** (1929-1931).
LEBRUN, J. — La végétation de la plaine alluviale au Sud du lac Édouard (1947).
RESVOLL, T.R. — Beschuppten Laubknospen in den immerfeuchten Tropenwäldern Javas. Flora : 409-420 (1925).

Source : MNHN, Paris

NOTES CYPÉROLOGIQUES :
IV. TROIS *CYPERUS* AFRICAINS A STYLE INDIVIS

par J. Raynal

En 1959, dans le Bulletin de la Société Botanique de France, M. Raymond décrivait un « nouveau *Cyperus* du Sénégal », dont le caractère le plus marquant était l'existence d'un style indivis, trait que ce *Cyperus Adami* M. Raym. partagerait, d'après son auteur, avec seulement trois autres espèces de ce vaste genre, les *C. lapidicolus* Kük., *C. semilrifidus* Schrad. et *C. holostigma* Schweinf., tous trois africains.

Cette première affirmation, déjà, nous parut faire état d'une documentation insuffisante, cause première de la description — superflue, nous allons le voir — de *C. Adami* : Kükenthal (auquel se réfère pourtant M. Raymond) cite (Pflanzenreich IV, 20 : 17 (1936) : "Nur ausnahmsweise (*C. Meeboldii* Kük., *C. semilrifidus* Schrad., *C. remoliflorus* Kük., *C. holoiigma* Schweinf., *C. lapidicolus* Kük., *C. clavinux* C.B. Cl. und Sektion *Anosporum*) bleibt der Griffel an der Spitze völlig oder fast ungeteilt." Neuf espèces, donc, et non trois, peuvent présenter ce caractère exceptionnel dans le genre [1].

En tête de cette liste figure *Cyperus Meeboldii* Kük., plante décrite de l'Inde en 1922, mais indiquée ensuite d'Afrique orientale par Kükenthal lui-même (l. c. : 309); puis, et ce sont là des documents qui semblent avoir manqué aussi à Raymond, cette espèce est citée successivement par Chermezon (1936), Trochain (1940), et Berhaut (1953, 1954), du Sénégal, patrie de *C. Adami*.

Nous avons nous-même récolté en 1960 près de Saint-Louis une plante répondant parfaitement aux diverses descriptions de *Cyperus Meeboldii ;* le type de *C. Adami*, que nous avons pu ensuite étudier à Paris, s'est révélé exactement conspécifique de tout le matériel sénégalais connu sous le nom de *C. Meeboldii*.

Néanmoins, étant donné l'aire géographique étrange assignée alors à l'espèce (Deccan, Tanzanie, Sénégal), nous avions différé la publication de ces observations, préférant au préabable examiner le matériel est-africain, et surtout le type, de l'Inde. Des différences même faibles mais constantes, entre ce matériel et les plantes sénégalaises, auraient en effet pu autoriser le maintien de *C. Adami* comme taxon ouest-africain distinct.

1. Nous émettrons quelques réserves en ce qui concerne l'indivision du style chez les *Cyperus* sect. *Anosporum* : chez *C. nudicaulis* Poir. le style est fréquemment divisé avant l'anthèse, et l'aspect « indivis » pourrait résulter d'une abcission précoce des stigmates.

Source : MNHN, Paris

Le type de *C. Meeboldii*, recherché à Berlin, Londres, Kew, Munich, Wroclaw, n'a pu être retrouvé; il est très vraisemblablement détruit, et il semble qu'aucun double n'en ait été distribué. L'herbier de Kew ne contient aucun autre spécimen de l'Inde, et sans doute le type disparu fut-il la seule récolte jamais effectuée de l'espèce en Asie.

Fort heureusement, les deux autres spécimens vus par Kükenthal (Peter 10443 et 10734, Tanganyika) existent toujours; nous sommes très reconnaissant à M. le Directeur du Muséum et du Jardin Botanique de Berlin d'avoir bien voulu nous prêter ces précieux spécimens, et d'en avoir même prélevé une part pour en faire don au Muséum de Paris. Après examen de ce matériel, nous ne pouvons que conclure à leur parfaite conspécifité avec les spécimens sénégalais, l'ensemble faisant preuve d'une homogénéité remarquable eu égard à l'éloignement des localités.

Un autre fait très intéressant est la récolte toute récente d'un abondant lot de *C. Meeboldii* par notre collègue H. Gillet dans l'Ennedi, au Tchad. Ce matériel constitue le jalon jusqu'ici manquant entre l'ouest et l'est de l'Afrique; il devient de plus en plus probable que cette petite plante, apparaissant fugitivement en pleine saison des pluies dans des régions alors difficilement accessibles, occupe en réalité une aire plus continue (de type soudano-deccanien sec = sahélien) du Sénégal à la Tanzanie, avec, comme beaucoup d'autres espèces, un prolongement au Deccan. La discontinuité encore apparente de l'aire peut sans doute être attribuée en grande partie à l'insuffisance des récoltes.

L'hypothèse présentée par Chermezon (1936) de l'introduction au Sénégal de cette espèce, nous paraît aujourd'hui sans fondement; la plante, retrouvée maintenant en plusieurs localités, participe d'ailleurs toujours à la végétation autochtone et non aux groupements anthropogènes.

Dans ces conditions, bien que d'un point de vue théorique cette solution puisse paraître peu satisfaisante, nous proposons comme néotype de l'espèce l'un des spécimens récoltés par Peter au Tanganyika; nous choisissons Peter 10734, parce qu'il porte une note autographe de Kükenthal ainsi rédigée : « Non est *Cyperus reduncus* Hochst.; sed *Cyperus Meeboldii* Kükenthal in Fedde Repert. XVIII (1922) p. 345. Cum planta indica omnino congruit. 18. X. 1930 ».

Bien qu'il puisse paraître hasardeux de s'en remettre à la seule autorité de Kükenthal qui, assez fréquemment, a réuni sous des noms identiques des spécimens notablement différents, il nous paraît, dans le cas présent, tout à fait justifié de choisir ce néotype dans un pays très éloigné de la patrie de l'holotype; rappelons que de toute façon aucun autre spécimen n'est connu de l'Inde; enfin, et surtout, la description originale de *Cyperus Meeboldii* Kük. est suffisamment détaillée, et s'applique réellement en tous points au matériel africain (en particulier aux échantillons de Peter), qui, nous l'avons dit, montre une homogénéité surprenante pour une aire géographique aussi vaste.

L'espèce n'ayant jamais été figurée, nous avons jugé utile d'en donner illustration (Pl. 1); à noter une inexactitude dans la description

Source : MNHN, Paris

Pl. 1 — *Cyperus Meeboldii* Kük. : **1**, vue d'ensemble × 4/5 ; **2**, épillet × 16 ; **3**, glume × 40 **4**, fleur (au stade ♀ : protogyne) × 40; **5**, pistiljeune × 40; **6**, akène mûr × 80; **7**, section longitudinale du corme × 8. Dessin de A. Raynal d'après *J. et A. Raynal 6296* (étude *in vivo*).

Source : MNHN, Paris

de *Cyperus Adami*, due à l'observation d'un akène trop jeune : à maturité, l'akène n'est pas « triquetrum lateribus concavis », mais au contraire trigone-renflé dans sa moitié supérieure, de telle sorte que les faces sont très convexes, et les angles fort peu distincts.

Cyperus Meeboldii Kükenthal

Fedde Repert. **18** : 345 (1922); Pflanzenreich IV, 20 : 309 (1936); Chermezon, Arch. Bot. Caen **7**, mém. 4 : 11 (1936); Trochain, Contr. Et. Végét. Sénégal : 370 (1940); Berhaut, Bull. Soc. Bot. Fr. **100** : 174 (1953); Flore du Sénégal : 226 (1954). — *Cyperus Adami* M. Raymond, Bull. Soc. Bot. Fr. **106** : 145 (1959), **syn. nov.**

Type : *Meebold 11257*, Inde (Deccan) : Badami (B, détruit).

Néotype proposé : *Peter 10734*, Tanganyika, entre Mkomasi et Mkumbassa, alt. 500 m, 4.6. 1915 (B,P)!

Répartition. — Sénégal : *Trochain 4712* p.p. (mêlé à *Mariscus aristatus*), Diaondoun près Saint-Louis, 19.9.1934 (P)! *Berhaut 1584*, Ouassadou, nov. 1951 (P)!; *Adam 12353*, Rhaddar près Linguère, 18.9. 1956 (type de *C. Adami*, P)!; *12389* p.p., Lagbar, 20.9.1956 (P)!; *J. et A. Raynal, 6296* Ndiakher près Saint-Louis, 28.8.1960!; *Audru 2215*, Ross-Bétio, 21.8.1965 (herb. IEMVT, Maisons-Alfort)!; *2714*, S de N'diol, 24.9.1965 (herb. IEMVT)!; *2640*, N de Saveigne, 19.9.1965 (herb. IEMVT)!; — Mali : un échantillon de Dakar (IFAN) porte seulement une étiquette polycopiée : « *Duong Huu Thoi*, Delta du Niger 1964 »; il s'agit du delta interne du Niger, ou Macina, où travailla ce botaniste; mais il parcourut aussi d'autres régions à la même époque; cette série de récoltes a été étiquetée à Dakar de façon très douteuse, et en l'absence d'étiquette manuscrite du collecteur cette localité de *C. Meeboldii*, quoique plausible, mérite d'être confirmée. — Tchad : *Gillet 360*, Ennedi S, Bachikélé, 20.8.1957 (P)!; *532*, Ennedi S, 29.8.1957 (P)!; *1037*, rocher de Koma, Ennedi W, 13.8.1958 (P)!; *1069*, *1075*, ouadi Baaba, 20.8.1958 (P)!; *1576*, Gourka Aihor, Ennedi, 30.8.1959 (P)!; *2044*, mare de Tokomichi, Ennedi, 12.8.1962 (P)!; *2171*, environs de Kehei, Ennedi central, 28.8.1962 (P)!; *2243*, entre les ouadi Toutou et Dichina, 10.9.1962 (P)!; *3271*, mare de Koinamena, Ennedi E, 26.8.1964 (P)!; — Tanzanie : *Peter 10734*, néotype; *10443*, près de Pangani, 6 km NE Buiko, alt. 600 m, 30.5.1915 (B, P)! — Inde : holotype.

Écologie : Au Sénégal, l'écologie de *Cyperus Meeboldii* est fort bien indiquée dans les notes de J. G. Adam reproduites par Raymond : « Il vit en petits peuplements clairs dans des sols argilo-siliceux, humides en saison des pluies, ne se fissurant pas en desséchant ». Les notes de H. Gillet dans l'Ennedi montrent que là aussi la plante se cantonne aux sols argileux brièvement inondés : petites cuvettes, grèves de mares, abords d'ouadi. Nous avons pu observer, pendant plus d'un an de culture, à Dakar, que ce *Cyperus* est un géophyte : la base de la tige se renfle en un petit corme recouvert de fibres noirâtres nombreuses, restes de vieilles gaînes foliaires. Ce corme, enterré à faible profondeur (1-2 cm), subsiste seul après la courte période végétative, la plante disparaissant complètement de la surface du sol. L'année suivante, les pluies remettent le corme en vie active, les pousses apparaissent, mais la floraison ne se produit qu'au plus fort des pluies, lorsque les zones les plus hautes des bas-fonds, et les petites cuvettes très courtement inondables, que colonise la plante, ont été suffisamment humectées.

Source : MNHN, Paris

Il existe en Afrique tropicale un autre *Cyperus*, très affine de *C. Meeboldii*, dont il ne semble se distinguer que par des caractères quantitatifs : les dimensions de l'inflorescence, de l'épillet, de la glume de l'akène, sont à peu près doubles; c'est ce qui amena sans doute BERHAUT (1953) à le décrire comme var. *gigas* de *C. Meeboldii*. Seule la taille des deux plantes est tout à fait comparable, malgré l'observation de BERHAUT, c'est-à-dire 5-15 cm, parfois même jusqu'à 18.

Dans l'herbier de Paris, la plante de BERHAUT s'est révélée identique à une espèce décrite par CLARKE sur du matériel de CHEVALIER, *Cyperus monostigma* C. B. Clarke. L'examen du matériel, qui ne présente aucun intermédiaire vers *C. Meeboldii*, nous a prouvé que la distinction entre ces deux plantes, quoique essentiellement quantitative, est suffisamment bien tranchée pour qu'on maintienne sans hésitation leur statut d'espèces distinctes. D'après la littérature, *C. monostigma* C. B, Cl. ne diffère de *C. clavinux* C. B. Cl. (décrit du Nigeria) que par son style indivis. La description originale de *Cyperus clavinux* fait état d'un « style short; branches 3, long ». KÜKENTHAL, cependant, inclut l'espèce dans sa liste de *Cyperus* pouvant présenter un style indivis (voir plus haut); il indique dans la description qu'il donne de cette plante : « Stylus longus indivisus vel 3-2-fidus ». Ce caractère de style indivis a-t-il été observé par KÜKENTHAL sur le type ou sur le second échantillon cité (Peter 34123, Tanganyika)? Nous l'ignorons, mais nous constatons néanmoins que KÜKENTHAL, même en observant cette variation, qui pourrait être considérée comme importante, n'en a cependant pas tenu compte, en face de l'homogénéité du matériel par ailleurs.

Nous avons voulu examiner le type de *Cyperus clavinux* pour le comparer à ses descriptions et à *C. monostigma*. Nous remercions vivement Mr. DANDY, Keeper de l'herbier du British Museum (Natural History), d'avoir bien voulu nous prêter un isotype (l'holotype est une feuille unique portant les deux spécimens — syntypes — Vogel 64 et 65); cet isotype consiste en un pied unique sur lequel nous avons pu observer : 1) que tous les styles sont indivis, ce qui contredit la description de CLARKE; 2) que la plante est en tous points conspécifique de *C. monostigma* C. B. Clarke.

On peut évidemment envisager la possibilité d'un matériel-type hétérogène, hypothèse renforcée par le fait qu'il réunit deux spécimens que VOGEL, en les numérotant différemment, semble avoir distingués; cependant, aucun des cypérologues ayant examiné la totalité de ce matériel n'a émis cette opinion. Grâce à l'amabilité de Mr. LEWIS, du British Museum, nous avons obtenu confirmation (*in litt.*) de l'homogénéité du type : tous les styles sont indivis. Les deux numéros 64 et 65 semblent avoir été réunis par VOGEL lui-même, et ne constituent en réalité qu'un échantillon unique. Reste à expliquer l'erreur de CLARKE. L'observation d'un style trifide peut résulter, à notre avis, de la dilacération, au cours d'une dissection, d'un style indivis, les trois faisceaux vasculaires qui l'irriguent pouvant alors être pris pour des branches stigmatiques. En tout état de cause, nous considérons donc comme établie la synonymie entre les deux espèces de CLARKE, *C. clavinux* ayant la priorité.

Source : MNHN, Paris

Miss S. Hooper, de l'Herbier des Royal Botanic Gardens de Kew, qui a elle aussi examiné le type de *C. clavinux*, a bien voulu nous communiquer plusieurs spécimens de cette espèce récemment récoltés en Afrique orientale. Nous lui sommes très reconnaissant de son aide précieuse. Comme dans le cas de *C. Meeboldii*, le matériel est-africain est très semblable à celui d'Afrique centrale; nous avons là deux espèces d'affinité évidente, dont les aires de répartition sont en grande partie communes, les écologies comparables (quoique *C. clavinux* semble, d'après les indications des collecteurs, préférer les sols sableux), et la ressemblance morphologique frappante. La différenciation de ces deux taxa pourrait bien être attribuée à un fait génétique simple, tel qu'une polyploïdie; ceci n'est pas de notre ressort, et n'est présenté qu'à titre d'hypothèse. Ce dont nous sommes sûrs, c'est que ces deux espèces appartiennent à un même groupe naturel, et qu'en conséquence la classification de Kükenthal est, au moins pour ce groupe, entièrement à revoir. Il place en effet *C. Meeboldii* dans la sect. *Dichoslylis* (P. Beauv.) Baill., *C. clavinux* dans la sect. *Rupestres* C. B. Clarke, et son synonyme *C. monostigma* dans la sect. *Platyslachyi* Kunth...

Cyperus clavinux C. B. Clarke

in Dur. et Schinz, Consp. Fl. Afr. **5** : 551 (1895), *nom. nud.*; in Thiselt.-Dyer, Fl. Trop. Afr. **8** : 319 (1902); Kükenthal, Pflanzenreich IV, 20 : 304 (1936).
— *Cyperus monostigma* C. B. Clarke in Chev., Mém. Soc. Bot. Fr. **2**, mém. 8 : 26 (1907), *excl. specim.* Chevalier 4170 [1]; Kukenthal, Pflanzenreich IV, 20 : 281 (1936), **syn. nov.**
— *Cyperus Meeboldii* var. *gigas* Berhaut, Bull. Soc. Bot. Fr. **100** : 174 (1953), **syn. nov.**
Pl. 2, fig. 7-9.

Type : *Vogel 64/65*, Nigeria : Bornu (BM)!

Répartition. — Nigeria : type. — Tchad : *Chevalier 9609 bis*, *9610*, Moula, 25-31.8.1903 (syntypes de *C. monostigma*, P)!; *9679 bis*, El Amer, 25-31.8. 1903 (P)!; *Créac'h 195*, Madkous Abakar, 20.10.1938 (type de *C. Meeboldii* var. *gigas*, P)! — Tanzanie : Peter 34123 a, Uyansi, lac Tschaya, 1240 m (B)!. — Malawi : *Robinson 4443*, 5 km SE Fort Hill, seasonally damp ground, 11.3.1961 (K)! — Zambie : *Robinson 484*, Mbeza, 15 mi. N Mapanza, 3300 ft., sandy ground, 21.1.1954 (K)!; *1407*, Katombora, dried out sandy turf, 3000 ft., 3.4.1956 (K)! — Rhodésie : *Hornby 2336*, Hartley distr., Poole farm, 4000 ft., 27.2.1945 (K)!

Dans l'herbier du Muséum, Berhaut a rapporté à son *C. Meeboldii* var. *gigas* l'une de ses récoltes du Sénégal. L'étude de ce spécimen, dont

1. Ce spécimen (qui est un *Pycreus Scaettae* Cherm., difficile à confondre, sous la loupe, avec *C. clavinux*) ne porte aucune indication manuscrite de Clarke; celui-ci a examiné les récoltes de Chevalier en août 1905, et n'aurait pas manqué, s'il l'avait étudié, de joindre à ce spécimen son determinavit, comme il l'a fait pour les syntypes Chevalier 9609 bis et 9610. Cet échantillon ne doit pas à notre avis, être considéré comme syntype de *C. monostigma*. Il est très possible que la détermination soit due à A. Chevalier lui-même, qui aurait ajouté, de son propre chef, au manuscrit de Clarke, l'indication du spécimen de Brazzaville.

Source : MNHN, Paris

PL. 2 — *Cyperus lateriticus* J. Rayn. : **1**, vue d'ensemble × 1; **2**, section longitudinale du corme × 10; **3**, épillet × 3; **4**, glume × 20; **5**, akène mûr × 20; **6**, fleur jeune × 30. — *Cyperus clavinux* C.B. Clarke : **7**, inflorescence × 1; **8**, glume × 20; **9**, akène mûr × 20 Dessin de A. Raynal; 1 à 6 d'après *Berhaut 1722*,, 7 à 9 d'après *Créac'h 195*.

Source : MNHN, Paris

l'aspect général offre déjà quelque singularité, nous a montré qu'il s'agissait d'une espèce différente, se rapprochant de la sect. *Rupestres* par ses glumes plurinerves, tout en restant par ailleurs assez affine des *C. clavinux* et *Meeboldii*. Comme les espèces endémiques du Sénégal, déjà peu nombreuses, se raréfient de plus en plus actuellement par suite de synonymies nouvelles, nous avons longtemps hésité avant de décrire cette plante; cependant, ayant vainement essayé de la rapporter à une autre espèce de *Cyperus* à style indivis, nous lui donnons le nom de *Cyperus lateriticus*, en raison de l'écologie du seul échantillon connu de nous. Il se peut que cette plante, qui vient du Sénégal oriental, pas très loin du Fouta Djalon, soit une endémique des « bowé » de ce massif, non encore détectée en Guinée.

Cyperus lateriticus J. Raynal, *sp. nov.*

Herba parva geophytica, 10-12 cm alta, perennans rhizomate minimo bulboso vaginis mortuis fibrosis brunnescentibus obtecto. Caulis gracilis triqueter, 0,6 mm latus. Folia omnia basilaria, filiformia, 5-9 cm longa, 0,3 mm lata, marginibus valde involutis. Bracteae 2, inflorescentiam longe superantes, ima 4-6 cm longa. Inflorescentia in capitem hemisphaericum vel ovatum contracta, spiculis maturitate sursum arcuatis. Spiculae 5-10, 15-40-florae, 7-17 mm longae, 2,2 mm latae. Squamae valde imbricatae, 2,2 mm longae, 0,8 mm latae, carina viridi obvia in mucronem brevem leviter excurrentem desinente, lateribus pallide stramineis conspicue 4-5-nervüs. Stamina typice 3, sed 2 lateralia in speciminibus examinatis (an semper?) abortiva, anterior fertile anthesi filamento longo, anthera lineari 1 mm longa apice non producta. Stylus longus indivisus vel rarissime apice breviter partitus (an dilaceratus?). Achaenium nigrum, 1 mm longum, turbinatum trigonumque faciebus convexis, angulis bene distinctis, apice minime apiculatum, basin versus in stipitem cuneatum valde constrictum. Pl. 2, fig. 1-6.

Affinis *C. clavinuci*, sed spiculis erectis, angustioribus, squamis per totam superficiem nervatis, achaenio angulis magis conspicuis differt.

Holotype : *Berhaut 1722*, Sénégal : « Maël près Tambacounda, mare latéritique, 19.9.1953 » (P)! Isotypes : K, BR, B.

Nous ferons quelques remarques sur le nombre d'étamines dans les trois espèces précitées, qui pourrait être jugé, d'après les descriptions existantes, comme un caractère différentiel. Pour *C. Meeboldii*, Kükenthal indique une étamine; pour *C. clavinux* ce nombre ne figure dans aucune description; pour son synonyme *C. monostigma*, seul Kükenthal dit : « Stamina 2 (teste Clarke) »; pourtant Clarke n'a, dans aucune publication à notre connaissance, décrit les étamines de cette espèce; l'indication figure peut-être dans ses manuscrits conservés à Kew.

En fait, nous avons pu, chez *C. clavinux*, *C. lateriticus* et *C. Meeboldii*, observer que les étamines sont toujours typiquement au nombre de trois, mais que, d'une façon très générale, les deux étamines latérales ne se développent pas, et restent à l'état d'ébauches avortées (Pl. 2, 6)

Source : MNHN, Paris

parfois très petites (chez *C. Meeboldii* en particulier, où leur observation est très délicate). Exceptionnellement le développement d'une étamine latérale a pu être constaté (dans une fleur d'un *C. Meeboldii* du Sénégal), la fleur ayant alors deux étamines fertiles. Toujours est-il qu'aucune différence véritable, utilisable taxinomiquement, ne peut être relevée à ce point de vue entre les trois espèces.

Nous donnerons pour conclure une clef de trois espèces affines étudiées :

Epillets de 4-6 × 1,5-1,8 mm, en tête compacte de 8-15 mm de diamètre; glumes de 1,3 × 0,5 mm, devenant souvent à maturité d'un brun ferrugineux plus ou moins foncé. Akène long de 0,5-0,6 mm. ..... *C. Meeboldii* Kük.

Epillets de 8-18 × 2,2-2,8 mm, en inflorescence capitée de 11-23 mm de diamètre; glumes restant pâles, de 2,2-2,6 × 0,8-1 mm; akène long de 0,9-1,1 mm.

Epillets dirigés en tous sens, droits, larges de 2,7-2,8 mm; glumes sans nervures sur les faces, mais avec seulement une nervure très proche de la carène; akène à angles arrondis. ..... *C. clavinux* C. B. Clarke.

Epillets recourbés vers le haut, larges de 2,2 mm; glumes à faces 4-5-nervées; akène à angles nets. ..... *C. lateriticus* J. Rayn.

Ouvrages consultés

1. Berhaut J. — Nouveautés dans les Cypéracées du Sénégal, Bull. Soc. Bot. Fr. **100** : 173-176 (1953).
2. Berhaut J. — Flore du Sénégal, 300 p., Dakar (1954).
3. Chermezon H. — Contribution à la flore cypérologique du Sénégal. - Cypéracées récoltées par M. Trochain, Arch. Bot. Caen **7**, mém. 4, 32 p. (1936).
4. Clarke C.B. — *Cyperaceae*, in Durand Th. et Schinz H., Conspectus Florae Africanae **5** : 526-692 (1895).
5. ——— — *Cyperaceae*, in Thiselton-Dyer W. T., Flora of Tropical Africa **8** : 266-524 (1901-02).
6. ——— — *Cyperaceae*, in Chevalier A., Novitates florae africanae, Mém. Soc. Bot. Fr. **2**, mém. 8 : 26-29 (1907).
7. Kükenthal G. — *Cyperaceae (Cypereae)*, in Engler A. et Diels L., Das Pflanzenreich IV, 20, 671 p. (1936).
8. Raymond M. — Un nouveau *Cyperus* du Sénégal, Bull. Soc. Bot. Fr. **106** : 145 (1959).
9. Trochain J. — Contribution a l'etude de la végétation du Sénégal, Thèse doctorat, Mém. I.F.A.N n° 2, 433 p., Paris (1940).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INFORMATIONS

M. **R. Letouzey,** Conservateur des eaux et forêts, chargé de recherches au Centre national de la Recherche scientifique, attaché au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum national d'Histoire naturelle, a brillamment soutenu, le 4 mai, devant la Faculté des sciences de l'Université de Toulouse, une **thèse de Doctorat d'État** sur le sujet : « Étude phytogéographique du Cameroun ». Il a obtenu la mention très honorable et les félicitations du Jury, présidé par M. le Professeur Trochain.

MISSIONS

M. le Professeur **A. Aubréville,** M. **N. Hallé,** Mme **A. Le Thomas** effectuent à partir du mois de juin, une mission au Centre biologique de M. le Professeur Grassé, à Makokou-Bélinga, **Gabon**.

M. **R. Letouzey,** partira en juillet au **Cameroun** pour une nouvelle mission de cinq mois.

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

C.C.P. PARIS 9061-11

15, quai Anatole-France — PARIS 7e

Tél. : 705.93.39

SERVICE DE LA CARTE DE LA VÉGÉTATION DE LA FRANCE

Directeur P. REY

Carte au 1/200 000

81-82-CORSE

par G. DUPIAS, H. GAUSSEN, M. IZARD et P. REY

75 × 106 ..... 30 F

21-BREST

par R. CORILLON

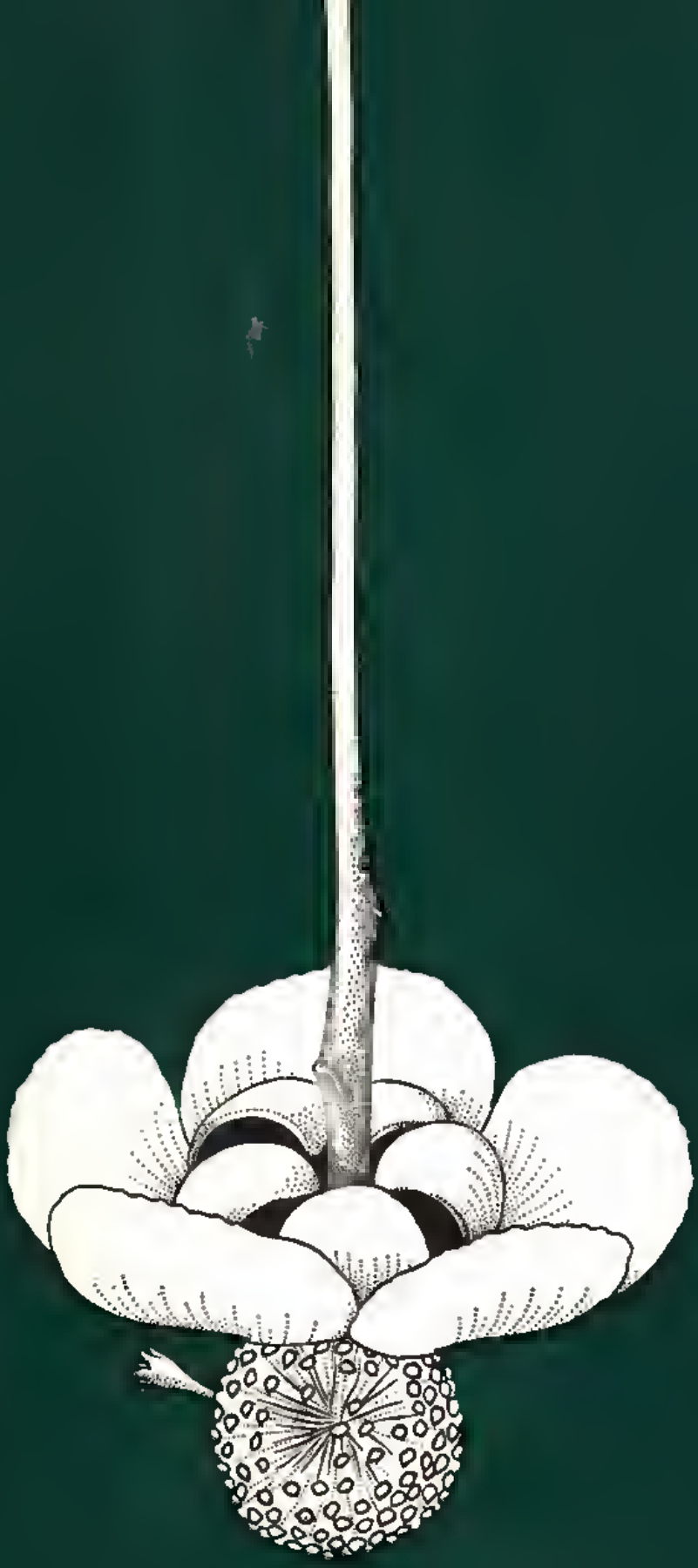
75 × 106, une notice de 30 pages ..... 30 F

Source : MNHN, Paris

ACHEVÉ D'IMPRIMER LE 30 JUIN 1966
SUR LES PRESSES DE L'IMPRIMERIE
FIRMIN-DIDOT = PARIS-MESNIL-IVRY

Source : MNHN, Paris

2423. — Dépôt légal : 3e trimestre 1666

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris